REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 301
Tome 74, nº 5 — Septembre 1967

Das Juvenilgefieder von *Phasianus Colchicus* L., ein Beitrag zur Kenntnis dieser Altersetappe des Gefieders

von

André BURI
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 34 Figuren und 16 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Übersicht über bisherige Arbeiten und Problemstellung

Im Verlaufe der letzten Jahrzehnte entstanden an der Zoologischen Anstalt Basel mehrere Arbeiten, die sich mit dem Problem der Federbildung befassen. Davon seien nur diejenigen genannt, die für meine Studie direkt von Bedeutung sind. Portmann (1935), Gerber (1935, 1939) und Burckhardt (1954) untersuchten die embryonale Federentwicklung bei einigen Nestflüchtern und Nesthockern. Dabei wurden unter anderem die Anlagenverteilung der Federn beschrieben, eine fortschreitende Veränderung der Embryonalpterylose festgestellt, die Bildung von drei Federfolgen beobachtet. Es konnte nachgewiesen werden, dass die Federfollikel schon embryonal vollzählig angelegt werden.

Die juvenile Konturfeder von *Phasianus colchicus L.*, Hauptgegenstand meiner Untersuchungen, entsteht aus einem Follikel der ersten Federfolge (Gerber 1939) und stellt die zweite Federgeneration desselben dar. Auf die Ontogenese der ersten Federgeneration, der Nestlingsdune, gehe ich nicht ein. Ich vergleiche Federn der zweiten Generation (= Juvenilkleid) mit solchen der dritten Generation (= Adultgefieder, das beim Jagdfasan vom 1. Winter an getragen wird). Von der Entwicklung der Einzelfeder her betrachtet, ist die Juvenilfeder also eine Etappe zwischen Nestlingsdune und Adultgefieder. Dieser Etappe auf

dem Wege zum Adultgefieder ist noch wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden, es fehlen (von den wenigen unten angeführten Ausnahmen abgesehen) genaue Strukturanalysen der Verhältnisse bei verschiedenen Vogeltypen. So kann Stresemann (1927—1934) in Kükenthals Handbuch der Zoologie nur ganz vage das Adultgefieder „widerstandsfähiger" als das erste Konturfederkleid nennen. Daneben hält er noch fest, dass adulte Flugfedern in der Regel länger sind und eine breitere Spitze besitzen. Mayaud (1950) widmet im Traité de Zoologie dem Juvenilgefieder und der Juvenilmauser etwas mehr als eine Seite Text. Über die Struktur der Federn steht, dass sie meist viel lockerer gebaut sind (unter anderem weniger Äste haben), dass die Federformen meist leicht verschieden, im allgemeinen spitzer sind, dass alle Federn einen weniger scharfen Umriss zeigen und Schmuckfedern fehlen oder viel weniger schön sind. Das Juvenilgefieder unterscheidet sich auch durch seine Pigmentierung vom Adultkleid. Handbücher wie das von Witherby (1938—1944) und Niethammer (1942) geben einige feldornithologische Angaben über das Juvenilgefieder und den Zeitpunkt der Juvenilmauser. Die Kenntnis des Juvenilgefieders ist bis 1950 ausserordentlich dürftig geblieben.

1951 verglich Goehringer das Juvenil- und Adultgefieder bei zwei Nesthockern, bei Amsel *(Turdus merula L.)* und Star *(Sturnus vulgaris L.)*. Ich komme auf seine Arbeit noch wiederholt zu sprechen. Brinckmann (1958) berücksichtigt in ihren morphologischen Untersuchungen an der Schmuckfeder der Mandarinente *(Aix galericulata L.)* auch die juvenile Phase dieser speziellen Feder. Ferner zeigt sie, dass auch die zweite Konturfedergeneration dieser Schmuckfeder nicht die definitive Adultform darstellt, sondern nur eine Etappe gegen die Klimaxform hin. Der Ausdruck „Klimaxform" wird von Portmann (1962) im Zusammenhang mit Brinckmanns Ergebnissen auf zoologische Befunde übertragen. Für formale Steigerungen, wo eine höchste Formstufe ganz allmählich über mehrere Schritte erreicht wird, scheint mir dieser von der Botanik übernommene Begriff sehr zutreffend zu sein. Gerade beim Studium des Juvenilgefieders von *Phasianus colchicus L.* stiess ich auf eine grosse Zahl von Zwischenstufen, welche als Ausdruck ununterbrochener Entwicklungsvorgänge im einzelnen Follikel aufzufassen sind. Die Differenzierungshöhe einer Feder gibt uns Auskunft über die Leistungen, die ein Follikel zu einem bestimmten Zeitpunkt vollbringen kann. Ein Follikel kann z.B. etwas später eine höher differenzierte Feder aufbauen. Bei Vollreife wird ein Follikel die Klimaxform entstehen lassen. Gerade diesem allmählichen Umgestaltungsprozess des Follikels, dieser „Metamorphose" der Juvenilfeder gilt meine Arbeit.

Als besonders aufschlussreich und für Vergleiche mit meinen Ergebnissen geeignet, betrachte ich die Arbeit von Becker (1959), wo eine Strukturanalyse der Gefiederfolgen des Grossfusshuhnes *Megapodius freyc. reinw.* gegeben wird. Neben dem Erstlingskleid, das bei den Megapodiden ausnahmsweise aus Konturfedern besteht, und das dem Nestlingsdunenkleid von *Phasianus* entspricht,

werden ebenfalls das Juvenil- und Adultgefieder beschrieben. Auf GOEHRINGERS und BECKERS Arbeiten will ich schon hier etwas ausführlicher eingehen, sie erlauben es mir, die Problemstellung für meine eigene Arbeit zu präzisieren. GOEHRINGER wählte zwei Nesthockertypen, BECKER den besonders interessanten „extremen" Nestflüchter *Megapodius*, ich wählte für meine Arbeit den „normalen" Nestflüchter *Phasianus colchicus L.* Das Verdienst GOEHRINGERS ist es, als erster ausführlich Juvenil- und Adultfedern mikroskopisch miteinander verglichen zu haben. Verschiedene seiner Untersuchungsmethoden mussten im Verlaufe meiner Arbeit verfeinert und verbessert werden; als Ganzes gab sie mir nützliche Anregungen und Hinweise. So wurden von GOEHRINGER an Amsel und Star untersucht: die Ramusinsertion, die Abstände der Rami am Schaft, der Winkel Ramus/ Schaft und die Radienstruktur. Seine morphologischen Studien ergeben für uns Vergleichsmaterial aus einer systematisch recht entfernten Gruppe. Nicht einverstanden bin ich mit seinen Deutungen, seinen Entwicklungsreihen, die seit BECKERS Arbeit an *Megapodius* und meinen eigenen Untersuchungen an *Phasianus colchicus* als überholt gelten müssen. GOEHRINGER sah seine Deutungen als gesichert an, schreibt er doch z.B. S. 300: „Die Entwicklung der Haken- und Bogenradien aus den Dunenradien gilt für Amsel und Star". Anders tönt es bei BECKER (S. 523): „Der Dunenradius ist also eine ebenso spezialisierte Radienform, wie der Haken- und Bogenradius." Eines der Ziele meiner Arbeit wird es sein, mehr Klarheit zu bringen über das, was bei der Federstruktur als primär und sekundär anzusehen ist. Bewährt sich BECKERS These von ihrer Radiusgrundform und von der Erstlingsfeder von *Megapodius* als Morphotypus einer Deckfeder?

Von GOEHRINGERS Detailuntersuchungen möchte ich folgende Ergebnisse erwähnen: die Proportionen Basalstück/Pennulum sind für juvenile und adulte Federn verschieden, das Basalstück ist juvenil länger, das Pennulum kürzer als adult. Juvenil gilt: die Hamuli sind länger und schwächer, die Wimpern des Pennulums kürzer, keine sind verstärkt, sie sind in geringerer Zahl vorhanden. GOEHRINGER stellt als erster in einigen Skizzen das Feld der Hakenradien dar, dessen Ausdehnung, Lage auf der Fahne und Form bei juvenilen und adulten Federn derselben Region verschieden sind. Der Afterschaft wird in den Vergleich miteinbezogen. Bei Hauptfeder und Afterschaft liegen die adulten Radien dichter (es fehlen leider Zahlenangaben), die Pigmenteinlagerung in den Radien ist bei adulten Federn stärker, und grössere Pigmentstäbchen konnten beobachtet werden. Alles in allem lieferte diese Arbeit eine Reihe neuer Befunde.

Renate BECKER wählt, wie schon erwähnt, einen Vertreter der Megapodiden als Untersuchungsobjekt und glaubt nach der Analyse des Gefieders von einer neuen Seite her die Primitivität (phylogenetisch) dieser Gruppe belegen zu können. Sie erklärt nach Beurteilung der Differenzierungshöhe von Erstlings-, Juvenil- und Adultfeder und nachdem sie das Erstlingskleid von *Megapodius* mit der Nestlingsdune der Hühnervögel (vor allem von *Perdrix p.*) eingehend verglichen

hat, die Konturfeder des *Megapodius*-Erstlingskleides zum Morphotypus (d.h. zur Grundform) der Deckfeder. Auf Grund der einfachsten vorgefundenen Radienstrukturen fand sie eine Radiusgrundform, die aus drei wenig differenzierten Teilen, aus Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück besteht. (s. Fig. 61 ihrer Arbeit). Vom Morphotypus her scheinen sowohl Juvenil- und Adultfeder wie auch die Nestlingsdune ableitbar. Von der undifferenzierten Radiusgrundform her, sieht BECKER Übergänge sowohl zu den Haken- und Bogenradien als auch zu den Dunenradien; d.h. diese Radienformen müssen nach ihrer Auffassung alle als Sekundärbildungen angesehen werden.

Wichtig und neu gegenüber GOEHRINGER ist ferner, dass BECKER die Gesamtfeder und die einzelnen Rami immer von der Spitze gegen die Basis zu betrachtet, also ontogenetisch richtig. Die Spitzenregion muss vom Follikel und der sich entwickelnden Einzelfeder aus gesehen das Primäre sein. Die Differenzierungshöhe nimmt ja, wie BECKER beweisen konnte, von feder- und ramusdistal gegen feder- und ramusproximal zu.

Eine weitere allgemeine Erkenntnis brachten BECKERS Untersuchungen über den Zusammenhang von Nestlingsdune und Juvenilfeder. Sie kommt zum Ergebnis, dass beide (früher irreführend oft als Neoptil und Teleoptil bezeichnet) je ein Federindividuum darstellen. So stellen sowohl die Nestlingsdune der Hühnervögel als auch die Erstlingsfeder von Megapodius eine selbständige erste Federgeneration dar, auf die nach einem kurzen Wachstumsunterbruch die Juvenilgeneration folgt.

Neu bringt BECKER (leider zu wenig) Zahlenmaterial (ihre Tabelle „Verhältniszahlen der Rami“ S. 434).

Sie versucht bei den verschiedenen Federgenerationen wirklich vergleichbares Material zu erhalten (zu ihren „homologen“ Rami siehe die Notiz im nächsten Kapitel) und lokalisiert die untersuchten Radien genau.

Zwischen den drei Federgenerationen konnten im Dunenteil (an der Feder- und Ramusbasis) graduelle Unterschiede in der Differenzierungshöhe der Zellen gefunden werden. Eine Steigerung findet statt von der Erstlingsfeder über die Juvenilfeder zur Adultfeder.

Im Zentrum von BECKERS Untersuchungen stehen zwar das Erstlings- und das Adultgefieder von *Megapodius*. Immerhin wurde das Juvenilgefieder, das in diesem Fall dem Adultkleid viel näher steht als dem Erstlingskleid in ihre Untersuchungen miteinbezogen.

Aufgabe meiner Arbeit ist es, das Heranreifen des Federfollikels, dessen Zellen das komplizierteste Hautgebilde bei Wirbeltieren aufbauen, durch eine Strukturanalyse der Etappe des Juvenilkleides zu untersuchen und zu veranschaulichen. Ferner möchte ich bis jetzt fehlendes Zahlenmaterial zu den Unterschieden zwischen Juvenil- und Adultkleid liefern.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Portmann, der mir dieses Thema zur Bearbeitung überlassen hat und mir wiederholt mit wertvollen Rat-

schlägen geholfen hat, gilt mein herzlicher Dank. Auch für die Möglichkeit, die er mir gegeben hat, an der Zoologischen Anstalt Basel Jungfasänchen aufzuziehen, danke ich ihm bestens.

II. MATERIAL, METHODE, BEGRIFFE.

Material

Als Testobjekt zum Studium dieser Altersetappe der Gefiederbildung wählte ich *Phasianus colchicus L.*, wo das Juvenilkleid dem weiblichen Adultkleid sehr ähnlich ist, sich dagegen vom männlichen Adultkleid stark unterscheidet. Das Jagdfasanmännchen trägt vom 1. Winter an ein auffallendes, semantisches Federkleid, die jugendlichen und erwachsenen weiblichen Jagdfasane tragen ein der Umgebung angepasstes kryptisches Kleid. Die einzige Arbeit (Goehringer), die sich speziell mit dem Problem des Juvenilgefieders abgibt, befasst sich wie bereits erwähnt mit zwei Nesthockertypen. Ich wählte einen echten Nestflüchter (einen „nicht fliegenden Nestflüchter" nach Schiess (1963) im Gegensatz zum „fliegenden Nestflüchter" *Megapodius*). Der Jagdfasan ist ein Bodenbrüter; sein Gelege zählt 8—15 relativ kleine Eier (Witherby) von ca. 30 g bei der Ablage. Die Brutdauer beträgt 23—24 Tage. Frisch geschlüpfte Fasänchen wogen zwischen 18 und 23 g. Am 8. Tag werden bereits die ersten Nestlingsdunen von Deckfedern (7 Hand-, 12 Armdecken, 6 Schulterdeckfedern) gemausert, ein Teil des Juvenilgefieders beginnt die Fahnenspitzen zu entrollen. Mit 10 Tagen beobachtete ich das erste Herumflattern. Ungefähr 24 Stunden nach dem Schlüpfen begann die Futteraufnahme selbständig; nur vereinzelt musste ich am Anfang „vorpicken".

In den Jahren 1963 und 1964 war es mir möglich, drei Gruppen von Jungfasanen in den Gehegen der Zoologischen Anstalt aufzuziehen. Eine erste Gruppe von 15 drei Tage alten Tieren erhielt ich in höchst verdankenswerter Weise vom Kantonalen Jagd- und Forstinspektorat Bern (von der, der Fischzuchtanstalt Eichholz angegliederten Fasanerie). An dieser Stelle möchte ich Herrn Regierungsrat D. Buri, Forstdirektor des Kantons Bern und Herrn Dr. Roth, Kant. Fischereiinspektor für das durch ihre Vermittlung erhaltene Material danken. Eine zweite Gruppe von fünf Jagdfasänchen (Teil eines Geleges aus freier Wildbahn vom Fusse des Tüllinger Hügels bei Basel) wurde im Brutkasten des Tierparkes Lange Erlen ausgebrütet. Dafür und für viele praktische Ratschläge bei der Aufzucht bin ich Herrn Feuz, damals Verwalter dieses Parkes, zu Dank verpflichtet. Im zweiten Jahr konnte ich mit Hilfe des Brutkastens der Zoologischen Anstalt eine Gruppe von sechs Fasänchen aus eigener Zucht aufziehen. Bevor ich mit der Aufzucht beginnen konnte, stellte mir das Naturhistorische Museum Basel durch Herrn Dr. E. Sutter sechs Bälge adulter Jagdfasane für meine Untersuchungen vorübergehend zur Verfügung. Dafür sei auch ihm bestens gedankt.

Bei der Untersuchung des Juvenilgefieders von *Phasianus colchicus L.* beschränke ich mich ausschliesslich auf das Deckgefieder. Federn mit Spezialaufgaben wie Schwung- und Steuerfedern lasse ich weg. Das Deckgefieder hat Anteil an allen drei Funktionskreisen der Feder: es hilft mit bei der Flugfunktion (es ist formgebend, liefert eine glatte Oberfläche und besteht aus sehr leichtem Material); es schützt den warmblütigen Vogel gegen Wärmeverlust (Dunenteil der Feder) und Nässe, es dient der Erscheinung, trägt es doch z.B. das kryptische Muster beim Jungtier und adulten Weibchen sowie das auffällige Muster des adulten Männchens.

Methode

Die Strukturanalyse des Juvenilgefieders erwies sich als sehr umfangreich, so dass ich im Rahmen dieser Arbeit ganz auf die Elektronenmikroskopie verzichtete. Es wäre verlockend, z.B. als Ergänzung zu den Untersuchungen der Schillerstrukturen beim Pfau durch Durrer (1962), die Verhältnisse beim Jagdfasan elektronenmikroskopisch zu analysieren. Auch die Fragen der Musterbildung und Pigmentverteilung würden es verdienen, genauer untersucht zu werden. Das Lichtmikroskop ist für die Analyse von Strukturen dieser Grössenordnung weniger geeignet und ich werde diesen Problemkreis nur streifen.

Folgende Verbesserungen der bisherigen Methoden waren u.a. nötig:

1. Vergleiche zwischen juvenilen und adulten Strukturen werden erst genau, wenn die Vergleichsfedern streng lokalisiert werden (ich rupfte z.B. Längsreihen und jede Feder wurde einzeln beschriftet aufbewahrt). Weniger gut ist es, wie es in frühern Arbeiten fast durchwegs getan wird, möglichst gleich grosse Federn verschiedener Generationen zum Vergleich heranzuziehen. Bei *Phasianus colchicus L.* sind Federn von Juvenil- und Adultgeneration vom gleichen Ort meistens nicht gleich gross. Hat man zwei vergleichbare Federn, muss man innerhalb derselben

Tabelle 1

Beispiel

Federteil	Anzahl Rami adult	Anzahl Rami juvenil	dem Ramus A (adult) entspricht (→) der Ramus J (juvenil)
Fahnenteil	30	20	A 24 → J 16
Übergangszone	20	10	A 36 → J 23
Dunenteil	60	20	A 70 → J 37

vergleichbare Stellen suchen: BECKER spricht (S. 450) von „homologen" Rami, die sie dadurch ermittelt, dass sie drei gleich grosse Federn der drei aufeinanderfolgenden Generationen zur Deckung bringt. Unter dem ersten Ramus der Erstlingsfeder kommen so bei ihr z.B. der vierte Ramus der Juvenilfeder und der sechste Ramus der Adultfeder zu liegen. Bei verschieden grossen Federn berechne ich soweit nötig innerhalb des Federteiles prozentmässig, welche Rami von Juvenil- und Adultfeder miteinander vergleichbar sind. Auf den Ausdruck „homolog" möchte ich verzichten.

Solche „vergleichbare" Rami lassen sich hauptsächlich für den Fahnenteil berechnen. Die Grenzziehung zwischen der Übergangszone (Fahnen/Dunenrami) und dem reinen Dunenteil ist häufig recht hypothetisch, da fast immer Fahnenenden von Fahnen/Dunenrami abbrechen und der „reine" Dunenteil etwas zu gross erscheint. Sicher zu erfassen ist die Grenze zwischen reinem Fahnenteil und Uebergangszone. (Erstes Auftreten von Dunenradien).

2. Die Unterschiede bei Auszählungen (z.B. von adulten und juvenilen Rami) erscheinen in einem ganz andern Licht, wenn nicht nur die absoluten Zahlen (wie bisher) angegeben werden. Diese sind wichtig, sie zeigen das absolute Leistungsvermögen des Follikels, müssen aber beim Vergleichen von Federn als Ganzes, als Individuum zurücktreten. Die relativen Werte zwischen Fahnenteil, Uebergangszone und Dunenteil, also die Proportionen der Federteile sind wichtig und vergleichbar. Absolute Grössenunterschiede treten bei *Phasianus colchicus* fast „a priori" auf. Um diese Ausführungen zu veranschaulichen, wende ich meine Methode auf die Zusammenstellung von BECKER (S. 434) an, wo Federn von drei Generationen miteinander verglichen werden:

TABELLE 2

(% von mir beigefügt; in Klammern von mir gewählter Mittelwert)

Generation	reine Fahnenrami	Fahnenrami/Dunenrami	reine Dunenrami	Total
Erstlingsfeder	1 = 3,8%	12 = 46,2%	13 = 50%	26 = 100%
Juvenilfeder .	10 = 14,7%	16 = 23,5%	40—45 = 61,8% (42)	66— 71 = 100% (68)
Adultfeder .	17 = 16,3%	20—25 = 21,1% (22)	65 = 62,5%	102—107 = 100% (104)

Adult- und Juvenilfeder sind in ihren Proportionen, also im Aussehen sehr ähnlich; nur ein kleiner, gradueller Unterschied besteht zwischen diesen Generationen. Von beiden hebt sich aber das Erstlingsgefieder deutlich ab.

Becker betrachtet die absoluten Zahlen und vergleicht diese mit der Erstlingsfeder (Ramianzahl derselben auf 1 gesetzt) und erhält folgendes Bild:

Tabelle 3

	Fahnenrami	F/D.-Rami	Dunenrami
Erstlingsfeder. .	1	1	1
Juvenilfeder . .	10	1,4	3
Adultfeder . . .	17	2	5

Von der Gesamterscheinung „Feder" her betrachtet ist dieses Bild verzerrt: die Juvenilfeder steht nach Beckers Tabelle „schön in der Mitte" zwischen Erstlings- und Adultfeder. Die Juvenilfeder als „Zwischenprodukt" des Follikels liegt vom gelieferten Material her betrachtet in der Mitte. Als Federindividuum betrachtet aber, liegt sie viel näher bei der Adultfeder. Es ist eine „verkleinerte", noch graduelle Unterschiede aufweisende Ausgabe der Adultfeder.

3. Es scheint mir wichtig, nicht einfach vom „Ramusabstand" zu sprechen. Der Ramusabstand am Schaft kann sich vom effektiven Abstand der Rami stark unterscheiden; letzterer hängt vom Abstand am Schaft und vom Winkel Ramus/Schaft ab (s. Fig. 8).

In den Proportionen und absoluten Grössen vergleichbare Skizzen von Juvenil- und Adultfedern und von Teilen derselben erhielt ich durch Projizieren mit einem Prado-Leitz-Gerät. Peinlich ist darauf zu achten, dass immer die gleiche Distanz zwischen Objekt und Zeichenblatt eingehalten wird. Störte die Deformation durch die Glasplatten so wurden Luftpräparate zu Hilfe genommen.

Bei Untersuchungen über die Juvenilmauser des Kleingefieders markierte ich Federn verschiedener Generationen mit verschiedenen Farben. So war es möglich, spätjuvenile Federn von gleichzeitig wachsenden Adultfedern zu unterscheiden (s. Kapitel IV).

Begriffe

Ich halte mich an die von Goehringer (1951) und Becker (1959) ergänzten Bezeichnungen von Stresemann (1927) und Sick (1937). Becker stellt diese in ihrer Figur 1, Seite 416 übersichtlich zusammen, so dass ich auf eine Wiederholung verzichten kann. Neu möchte ich nur folgenden Ramustyp einführen, den Fahnen/Dunen/Fahnenramus (FDF), den wir hauptsächlich bei Schulterfedern und im Gebiet des Vorderen Rückens, proximal der reinen Fahnenrami antreffen.

Als Fahnenteil bezeichne ich den distalen Federteil mit Rami ohne jegliche Dunenradien, als Dunenteil den proximalen Federteil ohne Fahnenradien. Übergangszone nenne ich den Teil mit Fahnen- und Dunenradien am gleichen Ramus (FDF-, FD-, DF-Rami). Als Hauptkriterium für den Dunenradius betrachte ich seine Torsion der Basallamelle und der dadurch entstehende betont räumliche Eindruck des Ramus. Fahnenradien bilden zwei flächenhafte Ramusfahnenhälften. Fahnenradien bilden ferner eine mehr oder weniger geschlossene Randzone der Ramusfahne. Übergangsformen kommen vor und die Abgrenzung von Federteilen kann recht schwierig werden. Die einzelnen Radientypen werde ich im morphologischen Teil beschreiben und definieren. Prinzipiell möchte ich an dieser Stelle nur bemerken, dass wenn immer möglich Strukturunterschiede gewählt werden sollten, um Definitionen zu geben. Dass dies oft schwierig ist, zeigt z. B. GOEHRINGERS Definition von einem Spiessradius (S. 297): „Jeder Radius, der an seinem Ramus distal der definierten Dunen-, Haken- oder Bogenradien steht und mit diesen nicht mehr die spezifischen Merkmale gemeinsam hat, ist als Spiessradius anzusehen". In solchen Fällen muss die Nomenklatur verfeinert werden. Auch Ausdrücke wie „Radien mit Weiss-Struktur" werde ich zu vermeiden suchen, findet man doch gleiche Radien im schwarzen Endfleck von adulten, männlichen Jagdfasandeckfedern.

III. MORPHOLOGISCHER TEIL

A. Die Feder als Ganzes

1. *Die Proportionen der drei Federteile*

Ramuszählungen an über zweihundert Federn aus neun verschiedenen Körperregionen ergaben für Fahnen- und Dunenteil sowie für die dazwischenliegende Übergangszone folgende Durchschnittswerte: Tabelle 4.

Diskussion der Tabelle 4:

Die kürzeren Juvenilfedern weisen in allen Regionen weit niedrigere absolute Werte auf als die längern Adultfedern. Auf das Problem der Ramusdichte trete ich hier noch nicht ein (siehe dazu Kapitel III.B.1).

Der prozentuale Anteil der drei Federabschnitte an der Gesamtfeder ist sowohl regional innerhalb derselben Federgeneration als auch innerhalb der gleichen Region bei der juvenilen und adulten Generation verschieden. Die graphische Darstellung (Fig. 1) veranschaulicht die Verhältnisse.

Bei adulten Federn haben wir zwischen verschiedenen Körperregionen die kleineren Unterschiede als bei juvenilen Federn. Die Amplituden der Schwankungen des Fahnenteils und des Dunenteils bleiben bei adulten Federn viel kleiner als bei juvenilen Federn. So kann bei einer juvenilen Scheitelfeder der Fahnenteil

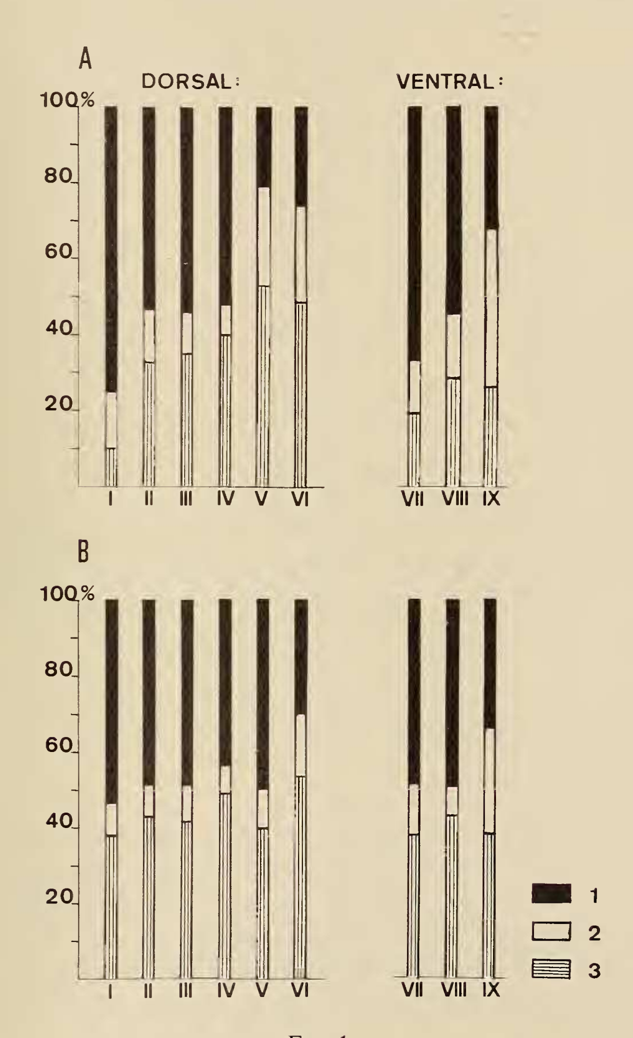


FIG. 1.

Proportionen der Federteile.

A = Juvenilfedern, B = Adultfedern
1 = Fahnenteil
2 = Übergangszone
3 = Dunenteil

I = Scheitel
II = Hals hinten
III = Vorderer Rücken
IV = Schulter
V = Rückenmitte
VI = Rücken hinten
VII = Hals vorn
VIII = Brust
IX = Bauch

aus 74,7 % der Rami bestehen, bei einer juvenilen Feder der Rückenmitte dagegen aus nur 20,7%. Der Dunenteil nimmt bei allen adulten Federn mindestens 37% der zur Verfügung stehenden Rami ein, bei juvenilen Federn schwankt dessen

Tabelle 4

Region	absolute Werte				prozentualer Anteil					
	1		Total Rami 100%		*Fahnenteil*		*Übergangszone*		*Dunenteil*	
	juv.	ad.	juv.	ad.	juv.	ad.	juv.	ad.	juv.	ad.
Scheitel	11,2	22,9	29,7	52,7	74,7	53,7	15,7	8,4	9,5	37,9
Hals hinten	17,5	26,1	48	72,5	53,4	48,7	13,8	8,1	32,8	43,2
Vorderer Rücken	34,8	45,6	77,8	115,9	54,5	48,5	11,1	9,8	34,5	41,6
Schulter	25	57,8	55,2	139,5	52,7	44	8,1	7,3	39,4	48,7
Rückenmitte	19,6	65,8	42,9	154,8	20,7	50,1	27,2	10,3	52,1	39,6
Rücken hinten	26,6	73,6	53,5	151	26,2	30,7	25,2	15,7	48,6	53,6
Hals vorn	13,6	15,7	33,4	47,8	66,8	49,2	13,8	13	19,5	37,9
Brust	21,9	55,7	48,4	141,4	54,5	49,2	17,2	7,6	28,4	43,1
Bauch	22,6	53,8	42,3	128	31,9	33,6	42	28,4	26	38

Anteil zwischen nur 9,5% (Scheitel) und 52,1% (Rückenmitte). Das Juvenilgefieder ist also vom Gesichtspunkt der Federteil-Proportionen her gesehen regional differenzierter als das Adultgefieder mit seinen gleichmässigeren („normierten ?") Verhältnissen. Beim Juvenilgefieder ist für den Fahnenteil sowohl auf der Rücken- wie auf der Bauchseite ein Gradient in rostro-caudaler Richtung deutlich erkennbar. Beim Adultgefieder ist dieser Gradient weniger auffallend.

Fahnenteil: Man ist versucht, von einer Allometrie zu sprechen: prozentual besonders grosse Fahnenteile zeigen juvenile Scheitelfedern, ferner solche des vorderen Halses. Einen prozentual grösseren Fahnenteil als bei Adultfedern zeigen ferner noch vier weitere Körperregionen des Juvenilvogels: Schulter, Vorderer Rücken, Brust und Hals hinten. Alle sechs Regionen liegen im vorderen Teil des Vogels. Juvenile Federn der Rückenmitte sind besonders

unauffällig; sie zeigen den relativ kleinsten Fahnenteil, die Übergangszone ist nur in der Bauchregion noch grösser, der Dunenteil ist am grössten. Einen ebenfalls sehr kleinen Fahnenteil finden wir beim Juvenilvogel im hintern Teil des Rückens und in der Bauchregion. In diesen drei caudaleren Regionen tragen Juvenilfedern einen prozentual kleineren Fahnenteil als die später wachsenden Adultfedern.

Interessant ist, dass später die Adultfedern der vorderen Körperregionen mit relativ weniger Rami als die Juvenilfedern optisch viel auffallendere Erscheinungen (Phaneren) erzeugen, also einen höhern Schauwert haben als die erste Federgeneration. Die anschliessend besprochenen Eigenschaften (Form, Rand, Muster der Fahne) tragen dazu bei.

Die Übergangszone, in der am gleichen Ramus Dunen- und Fahnenradien vorkommen, ist in allen Regionen bei juvenilen Federn grösser als bei adulten Federn. Adulte Federn sind „determinierter" als die Federn der ersten Generation: Der Umschlag von Fahnenradien zu Dunenradien geht in einer enger begrenzten Zone vor sich. Bei Juvenil- und bei Adultfedern haben Schulterfedern die kleinste und Bauchfedern mit Abstand die grösste Übergangszone.

Der Dunenteil ist mit Ausnahme der Federn aus der Rückenmitte bei juvenilen Federn prozentual schwächer entwickelt als bei adulten Federn. Nirgends ergibt sich ein Hinweis dafür, dass der Dunenteil als primär entwickelter Teil einer Feder aufzufassen sei. Adultfedern verstärken im allgemeinen prozentual ihren Dunenteil gegenüber Juvenilfedern.

2. *Die Form der Fahne bei juveniler und adulter Feder*

Aus der Fülle von Material greife ich für diesen Abschnitt hauptsächlich Federn aus der Brustregion heraus. Ergänzend weise ich auch auf die Verhältnisse im Gebiet des Vorderen Rückens hin. Der distale Fahnenteil, also der Sichtbarkeitsbereich der Konturfeder soll speziell untersucht werden. Wie aus Kapitel IV (Angaben zur Juvenilmauser von *Phasianus colchicus L.*) ersichtlich ist, müssen für meinen Vergleich unterschieden werden:

1. *Juvenilfedern* (Konturfedergeneration A), meist unterteilbar in frühjuvenile (A I) und spätjuvenile (A II) Federn.

2. *Adultfedern* (meist Generation B, in der Brustmitte Gen. C, am Rand der Brustregion B II).

3. *Eine Zwischengeneration* (B I) von Federn in der Brustmitte, die nur wenige Wochen bleibt und von den Adultfedern (hier Generation C) abgelöst wird.

Adultfedern (B, B II und C) werden bis zum Spätsommer/Herbst des nächsten Jahres getragen. Es folgen also nacheinander folgende Generationen:

Tabelle 5

Region	Federgeneration des Follikels (1—4) Konturfedergeneration (A—C)			
	1.	2.	3.	4.
Brustmitte	Nestlingsdune	A I früh juvenil	B I Zwischenstufe	C adult
Rand der Brustregion	Nestlingsdune	A II spät juvenil	B II adult	—
Vorderer Rücken und andere Regionen	Nestlingsdune	A I A II	B adult	—

Beim Vergleichen muss berücksichtigt werden, dass die Form (und die Zeichnung) einer Feder je nach der Lage innerhalb der Körperregion verschieden sein kann. Ich wähle deshalb bei älteren und adulten Tieren Längsreihen von Federn (cranial-caudal in den Skizzen) durch die Flurmitte. Bei den rasch heranwachsenden Jungtieren wechseln die Verhältnisse von Woche zu Woche. Kurz vor dem Abgestossenwerden durch die nächste Federgeneration (der Blutkiel steckte bereits in der Spule) schnitt ich Juvenilfedern einzeln ab und ordnete sie chronologisch nach dem Zeitpunkt der Juvenilmauser.

Der ausgeprägte Geschlechtsdimorphismus im Gefieder von adulten Jagdfasanen bedingt ferner, dass die Verhältnisse sowohl bei männlichen als auch bei weiblichen Federn betrachtet werden.

Die Figuren 2 und 3 zeigen Form, Umriss, Abgrenzung des Hakenradienfeldes, Zeichnung und Zonen mit Schillerstruktur im distalen Fahnenteil von Brustfedern, die Figuren 4 und 5 dasselbe bei einigen Federn des Vorderen Rückens.

Erklärungen zu den Figuren 2-6 :

1. ——— Rand geschlossen, Umriss scharf begrenzt
2. — — — Rand aufgelöst, Umriss unscharf
3. —·—· äussere Begrenzung des Hakenradienfeldes
4. ▬ stark pigmentiert, z. B. schwarzer Endfleck
5. ░ schwächer pigmentiert (hfg. grau-braun)
6. ☐ hell (hfg. pigmentlos)
7. ▩ Schillerzone (kupferrot)
8. ▨ Rostrot ohne Schiller (♂); braunrot (♀)
9. ▥ Zimmtbraun der ♀ Federn

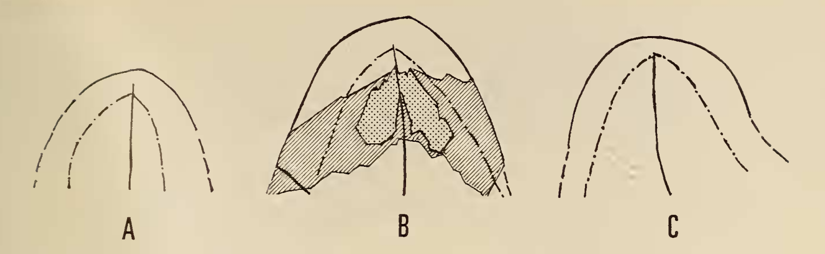


FIG. 2.

Distales Fahnenende von Juvenilfedern (Brustregion).
A = männlich, frühjuvenil
B = männlich, spätjuvenil
C = weiblich, frühjuvenil

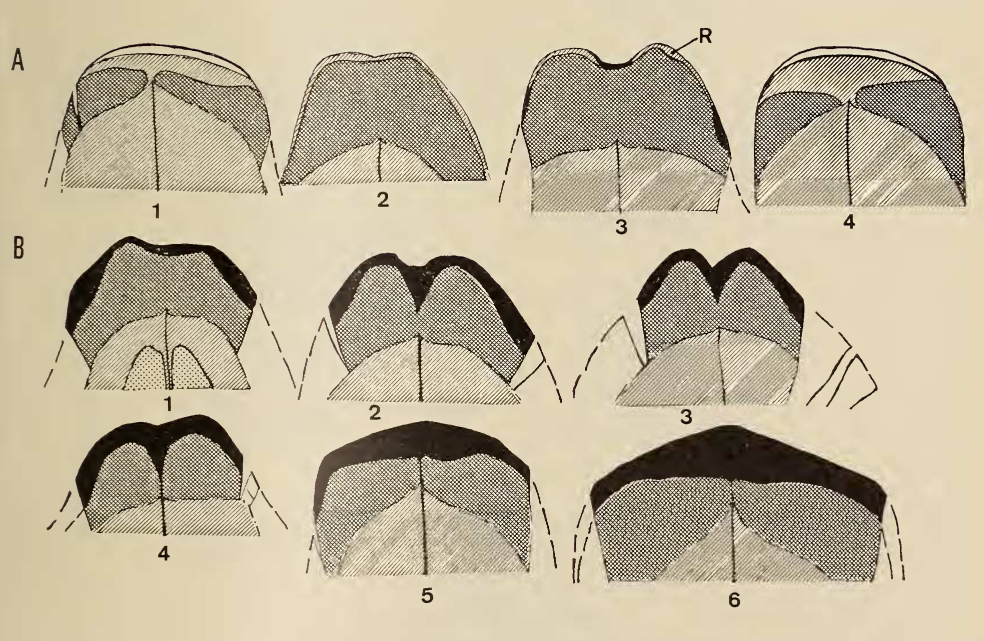


FIG. 3.

Distales Fahnenende von männlichen Brustfedern.
A = Zwischengeneration
B = Adultfedern
1—6 = Lage in der Flur von cranial gegen caudal (ebenso bei Fig. 4 und 5).
R = s. Text.

Zur Form der in den Figuren 2—5 dargestellten Federn sei festgehalten:

a) *Frühjuvenile Federn* (Fig. 2A, 2C, 4A) sind im distalen Fahnenteil abgerundet. Dies gilt für männliche und weibliche Federn. Es ist bei frühjuvenilen Jagdfasanen bis zum Alter von ungefähr sechs Wochen (je nach Futter etwas

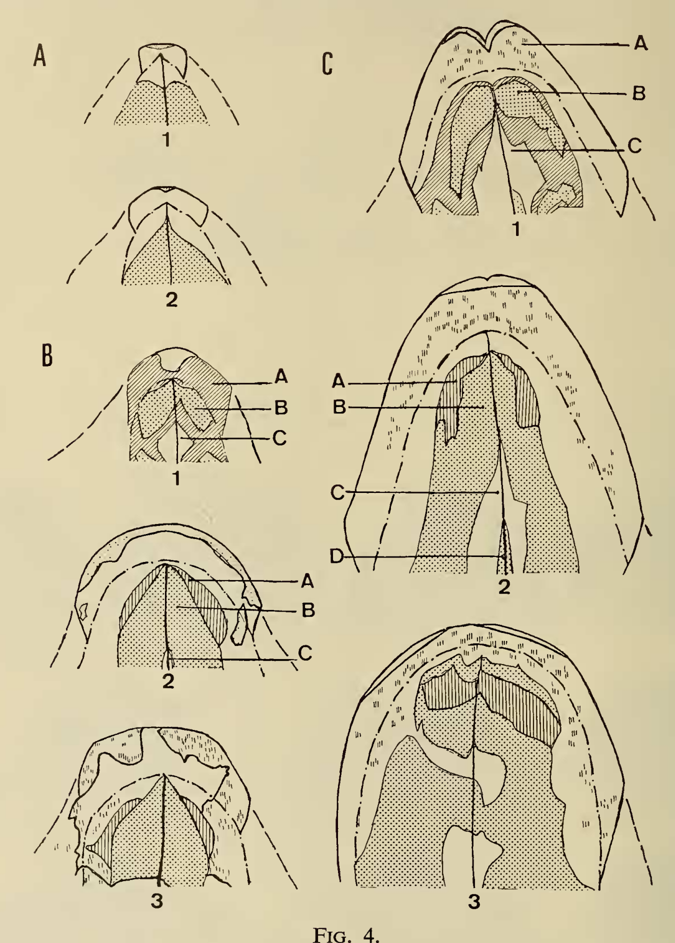


Fig. 4.
Distales Fahnenende von weiblichen Federn des Vorderen Rückens.
A = frühjuvenil
B = spätjuvenil
C = adult
Zonen A—D = siehe Text.

früher oder später) kein Geschlechtsdimorphismus des Gefieders erkennbar. Durch Abnützung der Feder kann eine frühjuvenile Feder zuweilen zugespitzt erscheinen: Schaft und basale Ramusteile der distalen Äste nützen sich weniger rasch ab als die Ramusspitzen.

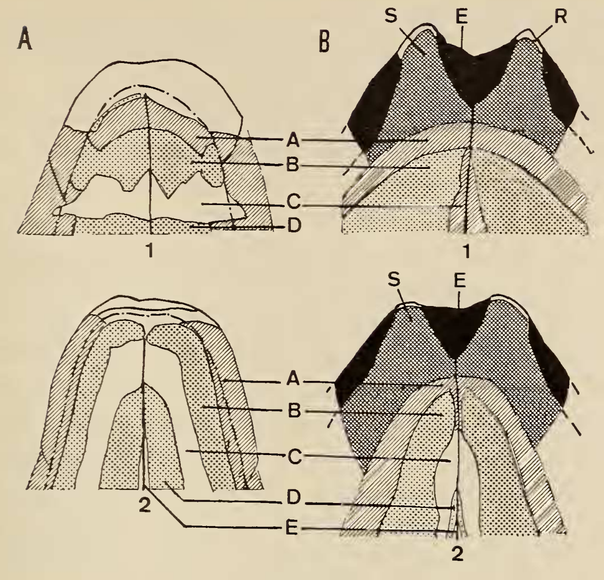


Fig. 5.

Distales Fahnenende von männlichen Federn des Vorderen Rückens.

A = spätjuvenil
B = adult

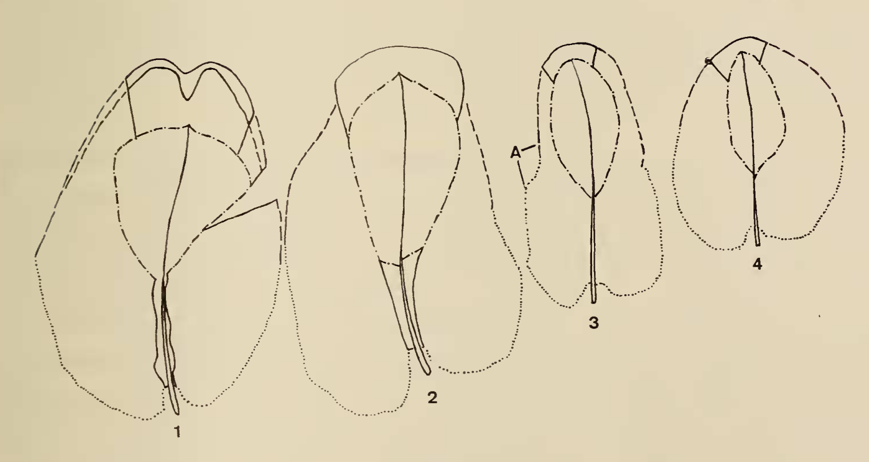


Fig. 6.

Umriss und Hakenradienfeld bei Brustfedern.

1 = adult, männlich
2 = Zwischengeneration, männlich
3 = juvenil, weiblich (stark abgenützt, Rami bei A abgebrochen)
4 = juvenil, männlich (wenig abgenützt)
—·—·— Grenze Verhakungszone

Zu beachten sind ferner die Grössenunterschiede zwischen frühjuvenilen, spätjuvenilen und adulten Federn (s. Fig. 4). Ältere, grössere Tiere bilden bedeutend grössere Federn als Jungtiere aus.

Frühjuvenile Federn haben innerhalb der gleichen Flur und in verschiedenen Körperregionen eine ähnliche Form. Sie sind in dieser Beziehung viel uniformer als Adultfedern.

b) *Spätjuvenile Federn* (Fig. 2B, 4B, 5A) haben gegenüber frühjuvenilen Federn ein weniger abgerundetes, breiteres distales Fahnenende. Die distale Kontur verläuft auf einer längeren Strecke mehr oder weniger rechtwinklig zum Schaft. Spätjuvenile männliche Federn des Vorderen Rückens zeigen schon Andeutungen einer distalen Einbuchtung. Bei weiblichen Federn derselben Region wird eine Einbuchtung der spätern Federgeneration nicht in der Kontur, sondern höchstens in der Zeichnung spätjuveniler Federn (Fig. 4B) angedeutet. Der Geschlechtsdimorphismus ist durch die Zeichnung und das Erscheinen von Schillerstrukturen auffallend, weit weniger durch die Form der Kontur, die bei männlichen und weiblichen spätjuvenilen Federn im allgemeinen noch sehr ähnlich ausgebildet ist.

c) *Federn der Zwischengeneration* (Brustmitte, Fig. 3A). Diese zeigen hauptsächlich beim männlichen Geschlecht eine Annäherung an die Verhältnisse bei der Adultfeder: Die distale Einbuchtung ist sehr deutlich geworden, viel deutlicher als bei spätjuvenilen Federn, aber noch weniger ausgeprägt als bei adulten Federn. Auch weibliche Federn können in dieser Federgeneration eine schwach angedeutete Einbuchtung aufweisen.

d) *Adultfedern* (und Federn der Zwischengeneration) erhalten je nach ihrer Lage in der Flur eine verschiedene Kontur. In der Flurmitte (Mauserzentrum) sind z. B. in der Brustregion die auffallendsten distalen Kontureinbuchtungen festzustellen. Die Zeichnung kann den Eindruck von der „Doppelzüngigkeit" der Feder (s. eine Notiz von SAGER, 1955, S. 84) noch verstärken, und zwar in der Brustregion nur bei männlichen Federn (Fig. 3B), im Gebiet des Vorderen Rückens bei männlichen und weiblichen Federn (Fig. 4C und 5B). Gegen das caudale Ende der Brustflur bilden Adultfedern keine distale Einbuchtung mehr, sondern es entsteht ganz im Gegenteil eine distale Spitze (Fig. 3B). Eine einerseits zwischen den einzelnen Regionen und andrerseits innerhalb einer einzigen Körpergegend stattfindende Differenzierung mit der Ausbildung von optimalen Formen sowie von Übergangsformen ist für das Adultgefieder charakteristisch. Ein Geschlechtsdimorphismus ist auch für die Kontur, nicht nur für Muster und Feinstruktur der Adultfeder (Schillerzonen) festzustellen.

Zusammengefasst: Es findet von der frühjuvenilen Feder bis zur Adultfeder eine graduelle Zunahme der Differenzierungshöhe statt. Merkmale späterer Generationen werden teilweise in einer frühern Konturfedergeneration bereits angedeutet. Man kann schon hier, rein von der äussern Form her von einer Metamorphose der Juvenilfeder sprechen; erst recht eindrücklich wird diese Metamorphose, wenn neben der Grössenzunahme und Konturveränderung die Entwicklung der Zeichnung, des Musters der Einzelfeder berücksichtigt wird (s. Abschnitt 4 desselben Kapitels).

Die Differenzierungshöhe einer Juvenilfeder ist vom Zeitpunkt ihrer Entstehung abhängig (s. auch Rupfversuche, Kapitel IV). Da in der Flur die Konturfedern nacheinander erscheinen und spätjuvenile Federn oft erst entstehen, wenn in der Nähe bereits frühjuvenile Federn gemausert werden, trägt ein Jungfasan nie ein einheitliches Juvenilkleid. Das Juvenilgefieder besteht viel mehr aus zahlreichen verschieden hoch differenzierten Einzelfedern, aus ständig wechselnden Übergangsformen. Diese Übergangsformen sind das Ergebnis einer graduellen, mehrstufigen Determination der Follikelzellen. Jede Feder des Juvenilkleides zeigt uns an, wie weit der Determinationsvorgang bis zum Zeitpunkt ihrer Entstehung gediehen ist.

3. *Die Beschaffenheit des Randes*

Juvenile Federn (Fig. 2, 4, 5, 6) von Brust und Vorderem Rücken haben nur im distalsten Fahnenteil eine relativ kurze Strecke als scharf begrenzte Konturlinie ausgebildet. Adulte Federn zeigen eine längere Strecke mit scharfem Umriss.

Goehringer (1951) fand zwischen juvenilen und adulten Brust- und Stirnfedern von *Turdus merula L.* grosse Unterschiede in der Ausdehnung, Lage und Form des Hakenradienfeldes. Bei andern „nicht sekundär durch verstärkte Einlagerung von Farbstoffen zum Schmuck umgewandelten Konturfedern" (S. 310) gibt es in der Verteilung der Hakenradien zwischen juvenil und adult bei Amsel und Star wenig Unterschiede.

Bei *Phasianus colchicus L.* ist, wie die Figuren 2—6 belegen, die Ausdehnung des Hakenradienfeldes nicht primär verantwortlich für eine geschlossene, scharf begrenzte Fahne. Die äussere Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes (—·—·) verläuft z. B. bei weiblichen juvenilen und adulten Federn des Vorderen Rückens (Fig. 4) im distalen Fahnenteil einigermassen parallel zum Federrand und zwar in relativ ähnlicher Entfernung von den Ramusspitzen. Bei männlichen Federn des Vorderen Rückens und bei männlichen und weiblichen Brustfedern verläuft der Federrand nur bei juvenilen Federn (Fig. 2, 5, 6) „parallel" zum Rand des Hakenradienfeldes. Adulte Federn zeigen gegenüber Juvenilfedern beidseits der distalen Einbuchtung (wo sich beide Linien nähern) eine Verbreiterung der

ausserhalb des Hakenradienfeldes liegenden Fahnenteiles (also eine „Doppelzüngigkeit“ nur des Federrandes, nicht der Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes). Trotz grösserer Entfernung des Federrandes von der Hakenradienzone ist gerade bei diesen Schmuckfedern der Umriss scharf und deutlich. Die geschlossene Konturlinie bei den Schmuckfedern des männlichen Jagdfasans wird also nicht wie bei der Amsel durch eine Vergrösserung des Hakenradienfeldes erreicht. Ein anderer Weg führt zum gleichen Ziel: die Krümmung der Rami ist im distalen Fahnenteil bei juvenilen und adulten Federn recht verschieden. Figur 7 zeigt, wie die Rami bei einer frühjuvenilen und bei einer adulten männlichen Brustfeder in ähnlichem Abstand und Winkel (Genaueres s. Abschnitt C.1)

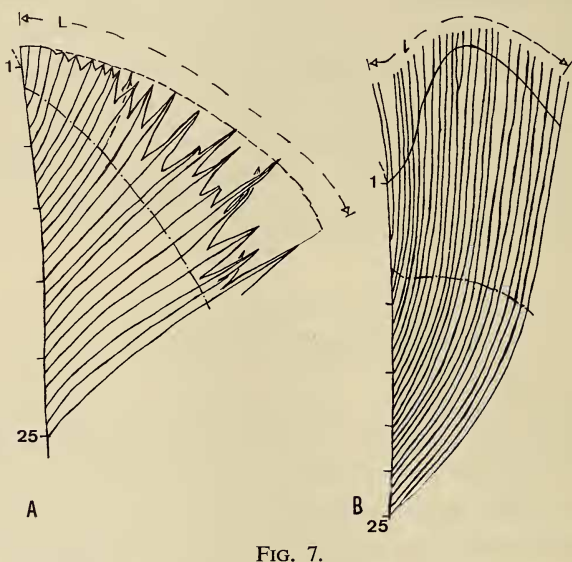


Fig. 7.
Beschaffenheit des Randes im distalen Fahnenteil (Brust, männlich).
A = frühjuvenil
B = adult
1—25 Rami, L > l für die gleiche Anzahl Rami.

mit dem Schaft verschmelzen. Bei adulten Federn behalten die Rami von der Ramusspitze bis zur Ramusbasis den gleichen Abstand. Sie verlaufen zunächst fast parallel zum Schaft und krümmen sich in ihrer basalen Hälfte gegen denselben zu. Bei juvenilen Federn verlaufen die Rami weder untereinander noch zum Schaft parallel. Ihr Abstand ist distal, am Federrand gemessen, grösser als an der Basis am Schaft. Die Äste sind gestreckt, sie behalten einigermassen ihre Anfangsrichtung bis zur Verschmelzung mit dem Schaft. Eine bestimmte Anzahl von Ramusspitzen (z. B. 25 in Fig. 7) verteilt sich so bei einer Juvenilfeder über einen beträchtlich längeren Bogen am Rand der Fahne als bei einer Adultfeder. Die undeutliche, zerrissene Konturlinie der Juvenilfeder

ist bei *Phasianus colchicus L.* so leicht erklärbar, ebenso die Geschlossenheit des Randes bei Adultfedern.

Dass die Ausdehnung des Hakenradienfeldes sekundär für die Beschaffenheit des Randes von Bedeutung sein kann, zeigt u.a. Figur 6/3. Häufig haben abgenützte Juvenilfedern eine überraschend scharfe Konturlinie: die Ramusspitzen sind in solchen Fällen nahe an der Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes abgebrochen. Begrenzungslinie desselben und Federrand sind nun parallel oder fallen sogar später zusammen.

4. *Die graduelle Entstehung des Musters*

Von GOEHRINGER (1951) wurde durch Rupfversuche herausgefunden, dass bei *Turdus merula L.* die adulte Determination für das Muster in früh postembryonaler Zeit abgeschlossen wird. Bei *Sturnus vulgaris L.* gilt dies nur für die Rückenfedern („einstufige, gleichzeitig totale“ Determination); auf der ventralen Körperseite findet eine „mehrstufige, graduelle, zeitlich abhängige“ Adultdetermination statt.

Dieser Nachweis von zwei Determinationsarten war GOEHRINGER nur experimentell möglich. Bei einer normalen Federerneuerung durch die Juvenilmauser kann darüber bei Star und Amsel wenig ausgesagt werden. Bei *Phasianus colchicus L.* zeigt bereits die normale Gefiederentwicklung an, dass gerade für das Muster der Einzelfedern die Differenzierungshöhe sehr stark vom Zeitpunkt der Federentstehung abhängig ist (s. auch S. 319). Die Modifikationen von Form und Muster innerhalb derselben Flur werden verständlich: die Follikel derselben Flur bilden ihre Federn nicht gleichzeitig aus: vom Mauserzentrum entfernt liegende Federn werden später gebildet und ihre Differenzierungshöhe wird dadurch recht verschieden. Einige Beispiele sollen hier von der makroskopischen Betrachtung des Musters her die Metamorphose der Juvenilfeder belegen.

Vorderer Rücken (Fig. 4 und 5).

Frühjuvenile Federn zeigen im Zentrum des Fahnenteiles eine distal eingebuchtete oder zugespitzte eintönige graubraune Fläche. Der Schaft selbst bleibt pigmentfrei. Die Grenze der pigmentierten Zone deckt sich im proximaleren Teil mit der Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes, nicht aber im distalen. Ein bescheidener Endfleck ist erkennbar.

Bei spätjuvenilen weiblichen Federn wird die Zeichnung und Färbung differenzierter, sie ist eine Vorstufe der adulten Zeichnung (Fig. 4 und 5). Die graubraune Zone B ist übrigens bei Figur 4/B1 und C1 zerrissen, ein heller Schaftfleck C erscheint, in dessen Zentrum bei adulten Federn eine vierte, pigmentierte Zone D auftreten kann. Dieses Tropfenmuster (das leicht in ein Streifen-

muster übergehen kann; siehe Fig. 4/B1 und Fig. 5/A1) ist für beide Geschlechter typisch. Männliche spätjuvenile und adulte Federn ergänzen dieses Tropfenmuster durch einen weitern hellen Schaftfleck E. Diese Einheitlichkeit im Aufbau des Musters des zentraleren, schaftnahen, nicht sichtbaren Fahnenteiles bei männlichen und weiblichen, spätjuvenilen und adulten Federn muss hervorgehoben werden. Der grössere Teil der Feder ist in beiden Geschlechtern ähnlich gezeichnet; für den so auffallenden Geschlechtsdimorphismus spätjuveniler und adulter Tiere ist hauptsächlich die Zone A und die noch distaler gelegene Fahnenfläche verantwortlich. Relativ kleine Veränderungen in Muster, Form und Struktur (kupferrote Schillerzone und schwarzer Endfleck im männlichen Geschlecht) des Sichtbarkeitsbereiches eines Fahnenteiles lassen das gesamte Gefieder als kryptisch oder semantisch erscheinen. Der Einheitlichkeit im zentralen, schaftnahen Federteil steht also die verschiedene Ausgestaltung des distalsten Federteiles gegenüber.

Bei weiblichen, spätjuvenilen Federn des Vorderen Rückens erscheinen zwischen Zone B und der Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes (Fig. 4, Skizzen, B2, B3, C2 und C3) beidseitig je eine zimmtbraune Zone A, die bei adulten Federn von dunkelbraunem Pigment eingerahmt werden kann. Die distalste Federzone ist im weiblichen Geschlecht meistens wenig auffallend graubraun schattiert und punktiert. Die scharfe Konturlinie wird nur dann durch einen dunklen Endfleck noch hervorgehoben, wenn sie eine distale Einbuchtung aufweist, also besonders interessant gestaltet ist. Dieser Endfleck weiblicher Adultfedern gleicht prinzipiell demjenigen männlicher Schmuckfedern, auch wenn er bescheidener in seinen Ausmassen und in seiner Intensität bleibt. Trotz gradueller Unterschiede finden wir hier sogar im hochdifferenzierten distalsten Fahnenteil Gemeinsames in beiden Geschlechtern.

Männliche, spätjuvenile Federn derselben Region tragen distal von Zone B eine noch unregelmässig begrenzte, beidseits des Randes des Hakenradienfeldes sich erstreckende rostrote Zone A. Diese Zone A erzeugt keinen Schillereffekt.

Bei adulten männlichen Federn ist diese rostrote Zone A scharf durch den Rand des Hakenradienfeldes begrenzt; es ist also wieder ein gradueller Unterschied gegenüber spätjuvenilen Federn erkennbar. Neu, und speziell auffallend ist die Schillerzone S, die vom distalen (d. E.) und marginalen (m. E.) tiefschwarzen Endfleck begrenzt wird. Die Zone ausserhalb der Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes, die Zone, die also im Follikel zuerst entsteht, ist bei Adultfedern geschlechtsspezifisch differenziert.

Männliche Brustfedern (Fig. 2 und 3).

Frühjuvenile Federn zeigen im distalen Fahnenteil keine Zeichnung. Zwei graubraune, nierenförmige Flecken beidseits des Schaftes sind für die zentrale, proximalere Fahne charakteristisch.

Bei spätjuvenilen Brustfedern treten bereits unscharf begrenzte rostrote Flächen ohne Schillerzonen auf.

Federn der Zwischengeneration „benützen" die Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes gleichzeitig als Grenze zwischen der rostroten Zone ohne Schiller und neu auftretenden, je nach Lage in der Flur noch verschieden ausgedehnten Zonen mit kupferrotem Schiller. Falls ein distaler und zwei marginale Endflecken bereits bei Federn der Zwischengeneration gebildet werden, sind sie sehr bebescheiden, nur als „Andeutung" am äussersten Federrand entwickelt. Eine rostrote Zone R verbindet diese drei Spuren von Flecken.

Adultfedern haben ein ähnliches Muster wie die Federn des Vorderen Rükkens. Der schwarze Endfleck von adulten Brustfedern ist durchgehend; d. h. die beiden marginalen Endflecken und der distale Endfleck bilden eine einheitliche, zusammenhängende Fläche, sie umsäumen die kupferrote Schillerzone ganz. Schmuckfedern des Vorderen Rückens und die höchstdifferenzierten Brustfedern der Zwischengeneration deuten durch die Zone R an, dass eine solche Verschmelzung der drei Endflecken zu einem Endsaum „vorgesehen" ist (Fig. 3A und 5B). Verwirklicht wird dieser Saum erst bei den Adultfedern der Brust; es sind also noch graduelle, keine prinzipiellen Unterschiede mehr festzustellen zwischen den beiden Generationen der Brustregion einerseits und den Adultfedern aus zwei verschiedenen Körperregionen andrerseits.

Diese Beispiele haben uns bewiesen, wie ganz allmählich in vielen Differenzierungsschritten eine Klimaxform erreicht wird. Diese graduelle Differenzierung setzt wenigstens für die Zeichnung schon in den ersten postembryonalen Tagen ein und nicht erst in spätjuveniler Zeit. Beim 27 Tage alten Jungvogel finden wir z. B. in der Schulterflur bereits verschieden hoch differenzierte Konturfedern.

B. Ramus

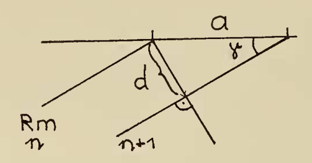
(Über die Verteilung der Rami auf die drei Federteile siehe Kapitel A.1).

1. *Die Ramusdichte*

a) Der Abstand der Rami am Schaft bei juvenilen und adulten Federn.

Goehringer (1951) hat als erster die Abstände von juvenilen und adulten Rami (bei Stirn- und Brustfedern von Amsel und Star) gemessen und miteinander verglichen. Für juvenile Federn erhielt er grössere Abstände als bei Adultfedern. Die Unterschiede waren bei diesen hoch evoluierten Arten so gross, dass sich weitere Untersuchungen nicht aufdrängten. Meine Untersuchungen am Gefieder von *Phasianus colchicus L.* zwingen zu einer genaueren Prüfung der Verhältnisse.

Ich will unterscheiden zwischen dem „Abstand der Rami am Schaft" (in den Skizzen: *a*) und dem „wahren Abstand" der Rami voneinander (effektive Distanz: d_{eff}). Die effektive Distanz zwischen zwei Rami kann bei gleichem Abstand am Schaft je nach dem Insertionswinkel (γ) Ramus/Schaft stark variieren (Fig. 8).



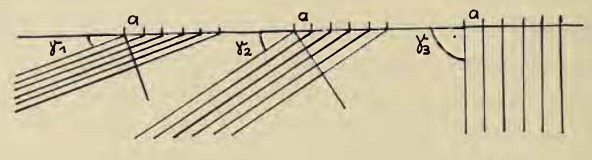


FIG. 8.

Effektiver Abstand zwischen den Rami.

a = Abstand der Rami am Schaft
γ = Winkel Ramus/Schaft
d = effektiver Abstand zwischen den Rami in Schaftnähe.
Bei gleich bleibendem Abstand der Rami am Schaft variiert die effektive Distanz je nach dem Insertionswinkel der Rami.

Je kleiner der Winkel γ ist, umso kleiner wird die effektive Distanz bei gleich bleibendem Abstand der Rami am Schaft, da die Abhängigkeit $d_{eff} = a \cdot \sin \gamma$ gilt. Je kleiner die effektive Distanz ist, desto dichter erscheint der Fahnenteil einer Feder. Für Federn deren Rami (s. Fig. 7, frühjuvenile Feder) nur im basalsten Astteil einigermassen parallel verlaufen, gilt die so ermittelte „effektive Distanz" nur in Schaftnähe.

Für Vergleiche brauchbare Skizzen erhielt ich mit dem Prado-Projektor, durch den in 2,5 m Entfernung ein noch scharfes, stark vergrössertes Bild der Äste und des Schaftes entworfen wurde. Untersucht wurde speziell die Region des 10.—40. Ramus im distaleren Fahnenteil. Der 25. Ramus wurde in die Bildmitte gerückt; die Abstände der Rami am Schaft und der Winkel Ramus/Schaft wurden auf einer Geraden (= „Schaft") von diesem Ramus aus distal und proximal direkt vergrössert auf das Blatt gezeichnet. Bei leicht gekrümmten Federn wurde die den Schaft darstellende Gerade durch wiederholtes leichtes Drehen des Zeichenblattes jeweils als Tangente an den Punkt der Ramusinsertion gelegt. Auf den so erhaltenen Skizzen wurde die Strecke vom 10.—25. Ramus sowie

vom 25.—40. Ramus gemessen und je das arithmetische Mittel der Ramusabstände am Schaft berechnet. Stets wurde bei gekrümmten Federn die konvexe Seite gewählt.

Das Resultat von Messungen an dreissig Federn ist in Tabelle 6 zusammengestellt. Diese zeigt die Verhältnisse bei der Einzelfeder (Beispiele aus der Brust-, Rücken- und Schulterregion, unterschieden nach dem Geschlecht). Tabelle 7 gibt für die gleichen Regionen die Durchschnittswerte (gezeichnet und vermessen wurden 47 Federn) an. Bei beiden Tabellen werden die Werte für die distalere

TABELLE 6

Abstände der Rami am Schaft (a), Einzelfedern

Region		1	juvenil		1	1. Winter	
			10.—25. Rm.	25.—40. Rm.		10.—25. Rm.	25.—40. Rm.
Brust	♂	25	52,3	55	28	48,6	56,6
		31	64,6	67,3	36	40	54
		45	69	64	40	42,6	48,6
	♀	28	60,3	62,6	30	55,3	54,6
		32	68,3	62	31	52,0	59,3
Rücken	♂	46	64,6	59,6	50	50,6	60
		50	66,6	63,3	57	56	55,3
	♀	47	72	70,6	47	64,6	66,6
		51	72,6	73,6	50	64,6	59,3
		52	66	62	53	55	57,3
Schulter	♂	34	70,6	65	39	56	52,6
		68	65,3	60,6	67	54,6	54
		92	76,6	71,3	92	65,3	60,6
	♀	66	68	64,6	63	69,3	62
		77	78,6	72	80	74	69,6

(10.—25. Ramus) und proximalere (25.—40. Ramus) untersuchte Fahnenzone getrennt angeführt. Zwischen den Werten von adulten und juvenilen Federn wurde in Tabelle 7 die Differenz berechnet.

Nur die Werte der Federlängen (1) sind absolute Werte in Millimetern. Alle andern Zahlen sind aus den vergrösserten projizierten Skizzen übernommen und dienen nur dem Vergleich.

(Für absolute Angaben über die Feder als Ganzes und speziell über die Ramusanzahl bei juvenilen und adulten Federn verschiedener Körperregionen siehe Tabelle 4 in Kapitel A.1).

TABELLE 7

Abstände der Rami am Schaft (a), Durchschnittswerte

Region	10.—25. Rm.				25.—40. Rm.			
	juv.	1. Wi.	Diff. (juv.—1. Wi.)		juv.	1. Wi.	Diff. (juv.—1. Wi.)	
Brust ♂	63,1	43,7	19,4	≫	61,4	53,0	8,4	>
♀	66,6	59,1	7,5	>	62,2	58,9	3,3	≈
Rücken ♂	65,6	53,1	12,5	≫	61,4	58,1	3,3	≈
♀	70,1	61,4	8,7	>	64,7	61,1	3,6	≈
Schulter ♂	67,9	57,3	10,6	≫	63,3	54,4	8,9	>
♀	66,5	70,9	— 4,4	≈	61,4	65,4	— 4	≈

Diskussion der Tabellen 6 und 7 :

Juvenile Federn sind weniger dicht gebaut als adulte Federn: der Abstand ihrer Rami am Schaft *(a)* ist im Fahnenteil (10.—40. Ramus) durchschnittlich um 11,2% grösser als bei Adultfedern (= 100%). Der Dichtenunterschied zwischen Adult- und Juvenilfeder scheint bei makroskopischer Betrachtung grösser zu sein als es diese Zahl wahrhaben will. Die Tabelle 9 mit den Werten des effektiven Abstandes (d_{eff}) ergibt ein zuverlässigeres Bild über die Ramusdichte.

Die Ramusabstände am Schaft *(a)* weisen im distaleren untersuchten Fahnenteil (10.—25. Ramus) zwischen Juvenil- und Adultfedern grössere Unterschiede auf als im proximaleren Teil (25.—40. Ramus). Im distaleren Gebiet ist der Abstand a von Juvenilfedern um 15,7%, im proximaleren Teil dagegen nur um 6,7% grösser als bei Adultfedern.

Männliche Federn weisen zwischen juvenilem und adultem Ramusabstand am Schaft grössere Unterschiede auf als weibliche Federn.

Innerhalb der gleichen Federgeneration gilt: männliche Adultfedern haben meistens einen geringeren Ramusabstand a als weibliche Adultfedern; bei den Juvenilfedern ist vom Ramusabstand her kein Geschlechtsdimorphismus nachweisbar.

Einzelne Werte aus der Tabelle 6 könnten vermuten lassen, dass zwischen Federlänge und Ramusabstand am Schaft eine Korrelation bestehe. Weitere Untersuchungen (verglichen wurden Federn verschiedener Länge, aber derselben Generation, Flur und desselben Geschlechtes) ergaben, dass lange Federn häufig aber nicht immer grössere Ramusabstände am Schaft aufweisen, als kürzere Federn. Federn verschiedener Länge können dieselben Abstände aufweisen. Ebenso können gleich lange Federn verschiedene Abstände haben.

b) Der Winkel Ramus/Schaft (γ).

Bei den durch Projektion erhaltenen Skizzen wurde am Ramus von der Insertionsstelle am Schaft her mit einem Stechzirkel die Strecke von 2 cm abgetragen und von diesem Punkt aus eine Gerade durch die Insertionsstelle gezogen. Diese bildet mit der horizontalen „Schaftlinie" den zu Vergleichszwecken so definierten Winkel γ zwischen Ramus und Schaft. Unregelmässigkeiten in der Ramusanordnung werden dadurch gemildert, dass γ an jedem fünften Ramus gemessen und darauf das Mittel für die distalere (10.—25. Ramus) und für die proximalere Fahnenzone (25.—40. Ramus) berechnet wurde. Tabelle 8 gibt die erhaltenen Durchschnittswerte für drei Körperregionen an:

Tabelle 8

Vergleich des Winkels Ramus/Schaft (γ) bei ♂ und ♀, juvenilen und adulten Federn

Region		γ für 10.—25. Rm.			γ für 25.—40. Rm.		
		juv.	1. Wi.	vgl.	juv.	1. Wi.	vgl.
Brust	♂	39,8°	29,7°	$>$	52,3°	42,3°	$>$
	♀	47,3	39,1	$>$	62,6	50,2	$>$
Rücken	♂	37,1	25,2	$>$	46,3	35,8	$>$
	♀	30,9	32,9	$\approx$	46,7	41,9	$\geqslant$
Schulter	♂	28,3	30,1	$\approx$	36,9	41,1	$\leqslant$
	♀	32,8	33	$=$	44,1	41,7	$\approx$

In der Brustregion (♂ und ♀) sowie beim Männchen in der Rückenregion haben juvenile Federn einen grösseren Winkel zwischen Ramus und Schaft als adulte Federn. Weibliche Rückenfedern und Schulterfedern beiderlei Geschlechtes zeigen Winkel vergleichbarer Grösse. Es sind also regional und geschlechtlich bedingte Unterschiede feststellbar. Bei Amsel und Star fand Goehringer (1951) für den Winkel Ramus/Schaft bei Juvenilfedern kleinere Werte als bei Adultfedern.

Ein kleinerer Winkel γ bei Adultfedern von Brust (♂, ♀) und Rücken (♂) wirkt sich direkt auf die Ramusdichte aus ($d_{eff} = a \cdot \sin \gamma$): der Fahnenteil wird je kleiner γ ist, desto dichter.

Aus Tabelle 8 ist ferner ersichtlich, dass sowohl bei juvenilen wie auch bei adulten Federn beiderlei Geschlechts der Winkel γ im proximaleren Fahnenteil grösser ist als im distaleren. Der distalere, „sichtbare", mechanisch stärker beanspruchte Fahnenteil wird dichter gebaut als der proximalere Fahnenteil. Im

Dunenteil mit seiner räumlichen Struktur nimmt die Ramusdichte wieder zu (Wärmefunktion der Konturfeder).

Zum Geschlechtsdimorphismus sei ergänzt: Männliche Brustfedern haben in beiden Federgenerationen (juvenil und adult) und in beiden untersuchten Fahnenzonen (distal und proximal) kleinere Winkel γ als weibliche Brustfedern. In der Rückenregion finden wir nur bei Adultfedern diesen Geschlechtsunterschied; männliche Juvenilfedern zeigen grössere und gleich grosse Werte für γ wie weibliche Juvenilfedern. In der Schulterregion gibt es im distaleren Fahnenteil weder zwischen den Generationen noch zwischen den Geschlechtern für γ nennenswerte Unterschiede. Die sicherste Auskunft über die Dichte einer Feder erhalten wir, wie schon erwähnt, wenn wir die beiden bisher einzeln betrachteten Faktoren, Ramusabstand am Schaft und Winkel Ramus/Schaft gleichzeitig berücksichtigen: $d_{eff} = a \cdot \sin \gamma$.

c) Der effektive Abstand zwischen den Rami (d_{eff}).

Direkte Messungen von d_{eff} sind schwer durchführbar (gekrümmte Rami, Wahl des Ortes zum Errichten des Lotes); die mit Hilfe des Projektors entworfenen Skizzen lassen die Durchschnittswerte sowohl für den Abstand der Rami am Schaft *(a)* als auch für den Winkel γ gewinnen; daraus berechnete ich die Werte für d_{eff}.

Was in Tabelle 8 angedeutet wurde, ist nun auffällig: Sehr grosse Unterschiede in der Ramusdichte zwischen juvenil und adult zeigen die distalen Fahnenteile von männlichen Brust- und Rückenfedern, ferner die weiblichen Brustfedern. Eine ähnliche Ramusdichte für Juvenil- und Adultfedern finden wir hingegen bei weiblichen Rückenfedern und bei männlichen und weiblichen Schulterfedern.

TABELLE 9

Durchnittswerte für d_{eff} (in Schaftnähe)

Region		10.—25. Rm.			25.—40. Rm.		
		juv.	1. Wi.		juv.	1. Wi.	
Brust	♂	39,4	21,4	$\gg$	46,1	35,6	$>$
	♀	48,1	36,6	$>$	54	44,6	$>$
Rücken	♂	39,7	22,5	$\gg$	44,3	34	$>$
	♀	36,2	33,2	$\approx$	46,9	40,8	$>$
Schulter	♂	32,3	28,7	$\approx$	38	36,2	$\approx$
	♀	35,9	38,3	$\approx$	41,9	43,6	$\approx$

Die bis heute gültige Auffassung, das juvenile Gefieder sei „weniger dicht“ als das Adultgefieder, ist zu einfach. Es muss regional und nach Geschlecht differenziert der effektive Ramusabstand bestimmt werden; erst dann darf verglichen werden.

In den bei *Phasianus colchicus L.* untersuchten Regionen gilt z. B. für den Geschlechtsdimorphismus in der Adultgeneration:

Hals- und Scheitelfedern haben im männlichen und weiblichen Geschlecht eine gleich grosse Ramusdichte des Fahnenteils. Brust-, Rücken- und Schulterfedern sind beim Männchen im distalen Fahnenteil dichter gebaut als beim Weibchen.

In der Juvenilgeneration treten bei Brustfedern Unterschiede zwischen den Geschlechtern auf, für die spätjuvenile, bereits geschlechtsspezifisch differenzierte Federn verantwortlich sind. Juvenile Rücken- und Schulterfedern sind in beiden Geschlechtern ähnlich dicht.

Zusammengefasst: Die Fläche einer adulten Konturfederfahne erscheint bei *Phasianus colchicus L.* häufig viel dichter gebaut als es die Zahlen für die Ramusabstände am Schaft allein erwarten liessen. Adult reduzierte Abstände der Rami am Schaft und gleichzeitig ein verkleinerter Winkel Ramus/Schaft ergeben in der Brust- und Rückenregion des Jagdfasanmännchens für die effektive Distanz zwischen den Rami Minimal-, für die Ramusdichte der Fahne Maximalwerte.

Nach Regionen und nach Geschlecht kann die Differenz in der Ramusdichte zwischen Juvenil- und Adultfeder verschieden gross sein: Graduelle Unterschiede in der Ramusdichte treten auf.

d) Graduelle Unterschiede in der Ramusdichte.

Dass solche Unterschiede bei *Phasianus colchicus L.* vom Zeitpunkt der Entstehung der Feder abhängen, zeigt uns Tabelle 10.

TABELLE 10

Vergleich der Ramusdichte (10. — 40. Ramus)
bei drei Brustfedern : früh-, spätjuvenil und adult

	l	a		γ		d_{eff}	
		Rm. 10—25	Rm. 25—40	Rm. 10—25	Rm. 25—40	Rm. 10—25	Rm. 25—40
frühjuvenil	31	64,6	67,3	53,1	73	51,7	59
spätjuvenil	45	69	64	36,2	45,7	40,7	45,8
adult	40	42,6	48,6	34,1	46,6	23,9	35,5

Die früh- und die spätjuvenile Feder haben interessanterweise noch ähnlich grosse Abstände am Schaft *(a)*; der Winkel Ramus/Schaft (γ) ist dagegen bei der spätjuvenilen Feder bereits fast so spitz wie bei der Adultfeder. Im effektiven Ramusabstand (d_{eff}) und dadurch in der Ramusdichte unterscheiden sich die drei Federn graduell: am wenigsten dicht ist die frühjuvenile Feder, dichter ist die spätjuvenile und am dichtesten die adulte Feder.

Die Tabelle 10 beweist auch, wie wichtig es bei Jagdfasanfedern ist, d_{eff} zu berechnen. Berücksichtigt man bei Vergleichen *a* und γ für sich allein, so können leicht falsche Schlüsse gezogen werden.

2. *Zur Ramuslänge bei juvenilen und adulten Federn*

Durch Projektion erhaltene, vergrösserte Skizzen von juvenilen und adulten Konturfedern (z. B. Fig. 7) geben auch Auskunft über die Ramuslänge im distalsten Fahnenteil. Als Vergleichsgrösse wählte ich die Länge der Ramussehnen bei den zwanzig distalsten Rami. Es interessierte mich vor allem, ob die für adulte Federn der Brustregion und des Vorderen Rückens typische distale Einbuchtung der Fahne durch eine Ramusreduktion (s. SAGER, 1955, S. 84) gegenüber der Juvenilfeder zustande kommt oder nicht.

Die Ramuslänge nimmt im distalen Fahnenteil von der Federspitze an proximalwärts zu. Diese Zunahme verläuft bei adulter und frühjuveniler Feder sehr gleichmässig. Von einer Ramusreduktion zum Erreichen einer distalen Einbuchtung möchte ich bei *Phasianus colchicus L.* nicht sprechen. Die distalsten Rami verlaufen bei Adultfedern (♂) fast parallel zur Schaftrichtung der Feder. Bei gleichmässiger Längenzunahme (diese ist von Ramus zu Ramus grösser als der Abstand zwischen denselben am Schaft) muss durch Rami mit sehr kleinem Insertionswinkel γ zwischen Ramus und Schaft und entsprechend geringer Krümmung eine distale Einbuchtung entstehen. Bei allmählich abklingender Längenzunahme und gleichzeitig grösser werdendem Insertionswinkel und damit wachsender Krümmung der Äste kommen bei proximaler am Schaft liegenden Rami allmählich auch die Astspitzen federproximaler zu liegen. Das Ergebnis ist ein als Ganzes abgerundetes Federende mit distaler Einbuchtung. Bei Juvenilfedern liegen die distalsten Rami nicht parallel zur Schaftrichtung, sie stehen mit grösserem Winkel vom Schaft ab. Die ähnliche Längenzunahme der Äste wie bei der Adultfeder dient der Verbreiterung der Federfahne; zu einer distalen Einbuchtung kann es hier wegen der andern Astrichtung nicht kommen.

Je nach dem Zeitpunkt der Entstehung der Feder findet graduell ein Längenzuwachs der Rami statt. Spätjuvenile Federn haben längere Äste als frühjuvenile. Am längsten sind sie bei Adultfedern.

3. *Zur Ramusfahne*

In den beiden vorangehenden Abschnitten dieses Kapitels wurde dargelegt, wie bei Adultfedern die Abstände zwischen den Rami kleiner, die Ramuslängen aber grösser sind als bei Juvenilfedern. Das Feld der Hakenradien ist bei beiden Generationen ähnlich ausgebildet, d. h. die Ramusfahnen benachbarter Rami überdecken sich bei Adult- und Juvenilfeder, so dass ein Einhaken der Hamuli der Hakenradien an den Bogenradien des proximal folgenden Astes ermöglicht wird. Diese drei Tatsachen erklären die für Juvenilfedern typische relativ kurze und breite Ramusfahne.

Figur 9 zeigt je eine Ramusfahne aus dem distaleren und aus dem proximalsten Fahnenteil bei einer frühjuvenilen und adultenBrustfeder (letztere männlich und weiblich).

Die Proximalfahne der Rami ist bei Federn aus allen drei Generationen meist schmäler als die Distalfahne. Diese Asymmetrie entsteht nicht durch kurze Proximalradien; diese sind länger oder gleich lang als die Distalradien, stehen aber im Hakenradienfeld und hauptsächlich bei gekrümmten Ästen in kleinerem Winkel vom Ramusschaft ab. Ferner sind „Bogenradien" selbst stärker gekrümmt als die gestreckten Distalradien. Benachbarte Bogenradien berühren sich mit dem Pennulum und bilden dadurch einen scharfen Rand der Ramusfahne. Im distal der Hakenradienzone frei herausragenden Ramusabschnitt sind beide Ramusfahnenhälften bei den Federn aus allen drei Generationen nahezu symmetrisch (Ausnahme: stark gekrümmte Äste). Nur in diesem distalsten Teil des Ramus sind auch die Distalradien gekrümmt und bilden dort wie die Proximalradien eine scharfe Kontur der Ramusfahne. Frühjuvenile Federn zeigen häufig vom Ramusschaft stärker abstehende Radien und die Ramusfahne wirkt weniger geschlossen als bei Adultfedern. Männliche Adultrami haben in der schillernden Zone und im schwarzen Endfleck, also ausserhalb des Hakenradienfeldes symmetrische Ramusfahnenhälften. Bei sehr kleinem Ramusabstand bleiben die Fahnenhälften bis zur Ramusinsertion am Schaft symmetrisch: die Fahne ist zwischen den Schäften der Nachbarrami eingeengt.

Die Spitze der Ramusfahne ist bei Juvenil- und Adultfedern verschieden gestaltet: Juvenile Ramusfahnen (und solche der weiblichen Zwischengeneration) erreichen rascher, also schon ramusdistaler eine grössere Ramusfahnenbreite als Adultrami. Bei weiblichen adulten Ästen des ganzen Fahnenteiles sowie bei männlichen adulten Ästen des proximaleren Fahnenteiles wird die Ramusfahne von der Spitze aus ganz allmählich breiter: die Spitze ist viel länger ausgezogen als bei Juvenilfedern. Innerhalb einer Juvenilfeder ist übrigens für dieses Merkmal von federdistal gegen federproximal hin eine Steigerung feststellbar: die Spitze des 18. Ramus ist z. B. länger ausgezogen als diejenige

des 7. Ramus (Fig. 9). Federdistal gelegene Juvenilrami können hin- und wieder einen verlängerten, fadenförmigen Ramusschaft aufweisen, der rasch abbricht und die relativ stumpfe, für Juvenilfedern charakteristische Ramusfahnenspitze

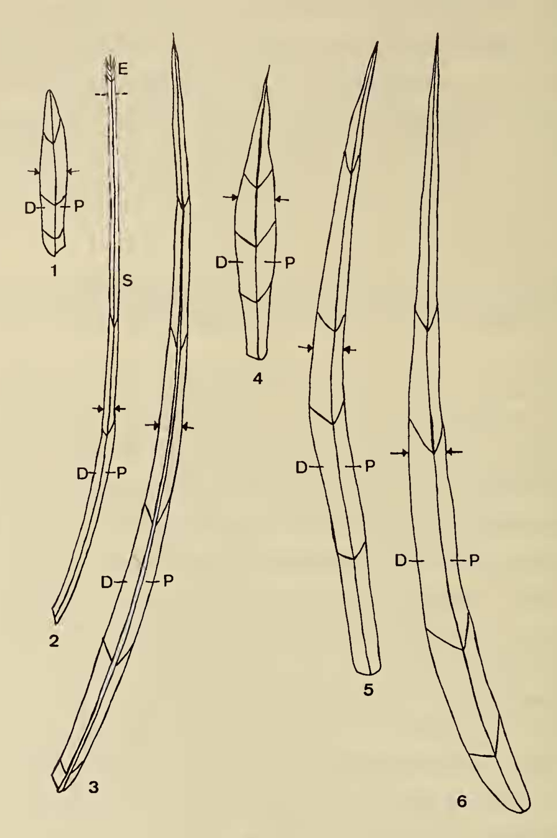


FIG. 9.

Ramusfahnen bei Brustfedern.

1 = frühjuvenil, männlich, 7. Ramus (Rm) von 20 Fahnenrami (F).
2 = adult, männlich, 17. Rm von 54 F.
3 = adult, weiblich, 15. Rm von 46 F.
4 = frühjuvenil, männlich, 18. Rm von 20 F.
5 = adult, männlich, 53. Rm von 54 F.
6 = adult, weiblich, 44. Rm von 46 F.

(1—3 = distaler Fahnenteil; 4—6 = proximaler Fahnenteil).
D = Distalfahne E = Endfleck
P = Proximalfahne S = Schillerzone
→ ← = Grenze Hakenradienfeld

zurücklässt. Adulte Äste des distaleren Fahnenteiles zeigen keine zugespitzte Ramusfahne: im schwarzen Endfleck ragen die distalsten Radien über das Ramusende hinaus und bilden ein gegabeltes Ramusfahnenende. Diese adulten männlichen Rami der Schillerzone und des Endfleckes haben von den untersuchten Ästen die schmälste Ramusfahne (Dichte der Rami in diesem Federteil !).

Federn der männlichen Zwischengeneration zeigen federdistal bereits adultähnliche Verhältnisse (schmale, bis zur Basis symmetrische, nicht zugespitzte Ramusfahne). Proximaler gelegene Äste zeigen länger ausgezogene Spitzen der Ramusfahne als lagemässig vergleichbare juvenile Äste; ihre Ramusfahne wird aber von der Spitze her rascher breit als bei entsprechenden adulten Ästen. Diese Federn nehmen also auch in der Gestaltung der Ramusfahne eine Mittelstellung ein zwischen Juvenil- und Adultfedern. Federn der weiblichen Zwischengeneration zeigen für dieses Merkmal noch die juvenilen Verhältnisse.

C. Radius

1. *Die Radiendichte*

Sowohl Goehringer (1951) wie auch Becker (1959) fanden beim Juvenilgefieder der von ihnen untersuchten Arten *(Turdus merula L., Sturnus vulgaris L.; Megapodius freyc. reinw.)* eine „geringere Anzahl" Radien als beim Adultgefieder. Zahlenangaben über die Radiendichte fehlen in diesen Arbeiten. Bei Radienzählungen an Federn von *Phasianus colchicus L.* erhielt ich vergleichbare Werte für die Radiendichte, indem ich ramusdistal und ramusproximal je für eine „Gesichtsfeldlänge" (der Ramusschaft wurde bei schwächster Vergrösserung als „Durchmesser" in die Mitte des Gesichtsfeldes eines M 11 Wild-Mikroskopes gerückt) die Anzahl Proximal- und Distalradien ermittelte. Bei zwanzig Federn wurde von der Spitze bis zur Federbasis (mit Ausnahme der proximalsten, stark gekrümmten Dunenäste) jeder zweite Ramus der konvexen Schaftseite derart untersucht. Bei vielen andern Federn beschränkte ich mich auf eine Auswahl von vier Rami des Fahnenteiles (Ramus 5, 10, 15, 20). Gemessen wurde so die Dichte der Radien am Ramusschaft, ohne den Winkel Radius/Ramusschaft zu berücksichtigen. Dieser ist bei adulten und juvenilen Federn an der Ramusspitze beträchtlich kleiner als an der Ramusbasis (bei einer männlichen, adulten Brustfeder misst man z. B. im distaleren Fahnenteil gegen die Ramusspitze hin 10° für die Schillerradien und 30° im basaleren Teil desselben Ramus für die gestreckten Hakenradien). Die Ramusfahne von männlichen Adultfedern ist in der ramusdistal gelegenen Schillerzone wegen dieser spitzen Winkel Radius/Ramusschaft und der basalen Torsion dieser Radien sehr dicht. Die Schillerradien berühren sich und überdecken sich sogar trotz z. B. geringerer Dichte der Distalradien am Ramusschaft als im basalsten Astteil (Tabellen 14*b*).

Am Beispiel von vier Federn des Mittleren Rückens (Fig. 10), die von einem Jagdfasanmännchen gleichzeitig (am 105. Tag) in der gleichen Region getragen wurden, seien die für Einzelfedern in Schaftnähe vorgefundenen Verhältnisse veranschaulicht. Die Distanz zwischen den Radien

am Ramusschaft ist an der Ramusbasis am geringsten; Sonderstrukturen (z. B. Schillerradien) müssen bei einem Vergleich zwischen Adult- und Juvenilfedern in dieser Astregion nicht berücksichtigt werden. Die Federn A und B gehören zur Juvenilfedergeneration, C und D dagegen sind Adultfedern.

Schon makroskopisch ist feststellbar, dass die Federn A—D verschieden hoch differenziert sind: die distale Einbuchtung ist bei D stärker als bei C, bei den juvenilen Federn A und B fehlt sie; die Zeichnung der Fahne zeigt bei A erst Andeutungen von Rostrot (ohne Schiller) im distalsten Federsaum, bei B ist die rostrote Zone (immer noch ohne Schiller) deutlich ausgebildet, eine breite rostrote Schillerzone mit nur kleinem Gebiet von Grünschiller ist für C typisch, bei D ist die grünschillernde Zone grösser geworden. Der Unterschied in der Differenzierungshöhe ist zwischen den beiden Federn derselben Generation geringer als etwa zwischen A und C oder B und C. Dies wird durch die Ramusverteilung auf die drei Hauptzonen der Feder (Fig. 10, Tabelle) bestätigt: der Fahnenteil ist bei A prozentual am grössten, bei D am kleinsten; A und B einerseits, C und D andrerseits weisen, abgesehen von graduellen Unterschieden, ähnliche Werte auf. Die Übergangszone der vier Federn ist verhältnismässig gleich gross, die beiden Adultfedern tragen einen prozentual stark entwickelten Dunenteil (z. B. 54% bei C gegenüber nur 27,3% bei A). Die Unterschiede in der Ausgestaltung des Fahnenteiles kommen in der graphischen Darstellung (Fig. 10) zum Ausdruck: die Begrenzungslinie zwischen Fahnenteil und Übergangszone (:) verschiebt sich von einer bei A recht proximalen Lage für die Feder D weit distalwärts. Für die Radiendichte an der Ramusbasis dieser vier Federn fällt auf:

a) Bei den Proximal- und Distalradien liegen die Werte der Juvenilfedern tiefer als diejenigen der Adultfedern. Die Unterschiede sind an der Federspitze am geringsten.

b) Der Verlauf der vier Kurven ist als Ganzes gesehen ähnlich: im distalsten Fahnenteil nehmen die Werte auf einer kurzen Strecke ab. Vor dem 10. Ramus beginnt ein allmählicher Anstieg (bei Feder B, Proximalradien, bleiben die Werte zunächst noch konstant) bis im basalen Fahnenteil ein erster Höhepunkt der Radiendichte erreicht wird. Ein rascher, steiler Anstieg setzt erst mit dem Auftreten von Dunenradien ein. Bei den Proximalradien fällt dieser Anstieg zu einem zweiten Höhepunkt mehr auf als bei den Distalradien. Nachdem in der Übergangszone der Feder meist die grösste Radiendichte der ganzen Feder erreicht wurde, fallen die Werte im Dunenteil proximalwärts wieder.

c) Im Fahnenteil (Ramusbasis) ist bei Adult- und Juvenilfedern die Dichte der Distalradien grösser als diejenige der Proximalradien. Vielleicht hängt dies von der im Follikel für die Radienbildung zur Verfügung stehenden Materialmenge ab: an der Ramusbasis sind die weniger dicht stehenden Proximalradien (Tabelle 12) länger als die Distalradien.

d) Für die dichteste Federstelle erreicht die schon makroskopisch als am höchsten differenziert erkannte Feder D bei den Proximalradien den höchsten Wert von 42 Radien pro Gesichtsfeld-Durchmesser (R/G) gegenüber 37 R/G

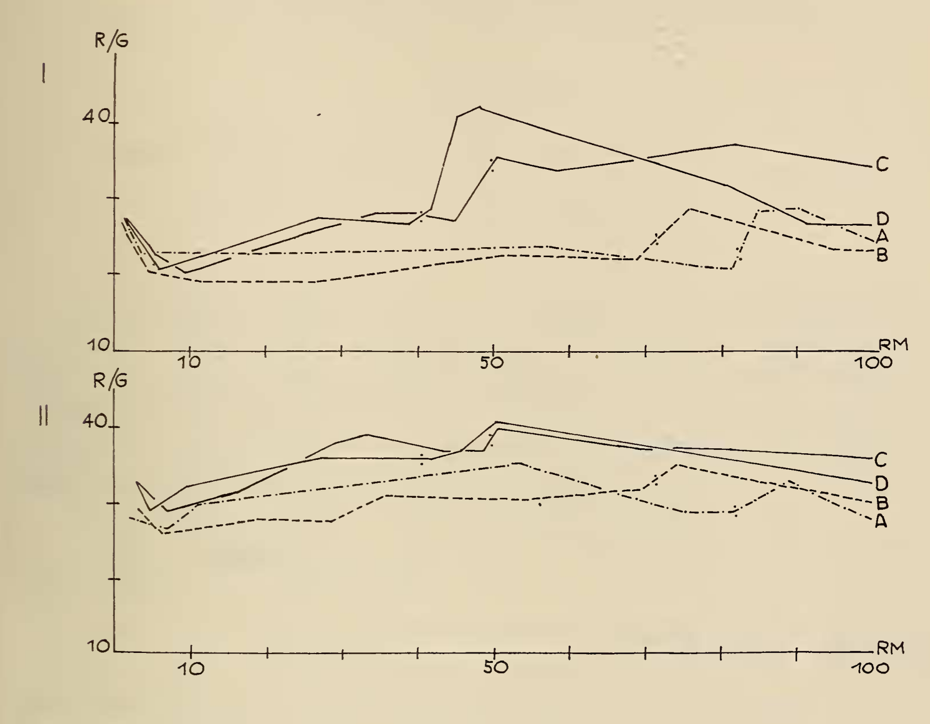


FIG. 10.

Radiendichte bei 4 Rückenfedern, Ramusbasis.

I = Proximalradien R/G = Anzahl Radien pro Gesichtsfeld-Durchmesser
II = Distalradien RM = Ramusnummer
: Grenze Fahnenteil/Übergangszone

	1	F %	Ü.	D
A = frühjuvenil	57	59,1	13,6	27,3
B = spätjuvenil	56	50	14,9	35,1
C = adult, früh	60	33	13	54
D = adult, später	60	29	15,2	55,8

bei Feder C und je 29 R/G bei den Juvenilfedern A und B. Für die Distalradien sind die Differenzen geringer: D und C haben maximal 41 und 39 R/G; A und B kommen auf je 35 R/G.

Die Tabelle 11 stellt die an zwanzig Federn aus verschiedenen Körperregionen bei einem männlichen Jagdfasan ermittelten DURCHSCHNITTSWERTE FÜR DIE RADIENDICHTE AN DER RAMUSBASIS (Fahnen- und Dunenteil) zusammen. Adulte und juvenile Werte werden einander gegenübergestellt.

TABELLE 11

Körperregion	Anzahl untersuchter Rami		Distalradien		Proximalradien	
	juv.	ad.	juv.	ad.	juv.	ad.
Hals hinten	45	39	27,9	32,2	22,8	24,7
Vo. Rücken	91	73	30,9	35,5	23,5	29,0
Rücken Mitte	22	19	33,6	34,3	29,4	29,5
Rücken hinten	26	17	32,9	36,2	26,6	30,5
Brust	19	24	32,2	30,8	24,9	24,0
	203	172	31,5	33,8	25,4	27,5
			im Mittel			

Diskussion der Tabelle 11.

a) Zwischen Adult- und Juvenilfedern bestehen je nach Körperregion sehr geringe oder grössere Unterschiede in der Radiendichte. In der Brustregion z. B., wo für die Ramusdichte zwischen juvenil und adult grössere Unterschiede festgestellt wurden, ist nun die Radiendichte der Juvenilfedern eher grösser oder gleich gross als bei Adultfedern. Im Gebiet des Vorderen Rückens bestehen grössere Differenzen als im mittleren Teil des Rückens zu Gunsten des Adultgefieders.

b) Stellt man für die hier untersuchten Rami (375; über 20 000 Radien) ohne nach Körperregionen zu unterscheiden, die Dichte des „Adultgefieders" in Schaftnähe derjenigen des „Juvenilgefieders" gegenüber, so erhalten wir eine um 7,7% höhere Dichte für das Adultgefieder (juvenil = 100%). Da sich aber die Verhältnisse je nach Körperregion, Federteil (s. Fig. 10) und Lage am Ramus (s. unten) verändern, gilt diese Aussage nur sehr generell.

c) Vergleichen wir bei diesen Federn die distale Ramusfahne mit der proximalen so gilt: bei Juvenil- und Adultfedern stehen die Distalradien in Schaftnähe dichter als die Proximalradien:

TABELLE 12

Vergleich der distalen und proximalen Ramusfahne (Radiendichte R/G) an der Ramusbasis bei juvenilen und adulten Federn

(Gleiches Material wie für Tabelle 11; Fahnen- und Dunenteil berücksichtigt)

	juvenil (203 Rami)	adult (172 Rami)	
Distalradien (= 100%)	6282	5857	Rd > Rp.
Proximalradien	4974	4731	

Der Dichteunterschied zwischen Distal- und Proximalradien an der Ramusbasis beträgt bei juvenilen Federn 20,8% und bei Adultfedern 19,2%. Federn beider Generationen haben ähnliche Dichteunterschiede. Wird der Fahnenteil (s. Tabelle 13) allein untersucht, so ergeben sich für beide Generationen zwischen distaler und proximaler Ramusfahne noch grössere Differenzen, da im Dunenteil Distal- und Proximalradien gleich dicht am Ramus stehen.

Als Ergänzung zur Tabelle 11 seien nun auch die Verhältnisse an der Ramusspitze berücksichtigt. Dabei beschränke ich mich auf den Fahnenteil von Brustfedern (Rm 5, 10, 15, 20).

a) Der Dichteunterschied zwischen distaler und proximaler Ramusfahne ist an der Astspitze geringer als an der Astbasis (auch die Radienform und -länge sind, wie wir später sehen werden, an der Ramusspitze zwischen distaler und proximaler Ramusfahne gleich oder jedenfalls viel ähnlicher als an der Astbasis mit ihren Haken- und Bogenradien).

TABELLE 13

Prozentuale Unterschiede (Distalradien = 100%) in der Radiendichte zwischen distaler und proximaler Ramusfahne bei juvenilen und adulten Brustfedern

	juvenil	adult		
		♂	♀	
an der Astspitze	6,6%	2,8%	0%	Rd ≈ Rp
an der Astbasis	27,5%	31,5%	23,6%	Rd > Rp

b) Untersuchen wir die Distal- und Proximalradien für sich allein, so erhalten wir für die Ramusspitze und Ramusbasis folgende Durchschnittswerte:

TABELLE 14*a*

Juvenile Brustfedern, Radiendichte (R/G)

		Rm 5	Rm 10	Rm 15	Rm 20
Rd	Ramusbasis	26	27,6	28	27
	Ramusspitze	19	18,8	16,6	14,3
Rp	Ramusbasis	19,2	19,8	20,6	20
	Ramusspitze	17,6	17	15,2	12,7

TABELLE 14*b*

Adulte, männliche Brustfedern, Radiendichte (R/G)

		Rm 5	Rm 10	Rm 15	Rm 20
Rd	Ramusbasis	24,8	25	24,8	26,2
	Ramusspitze	19,2	19,2	20	19,6
Rp	Ramusbasis	18,6	16,6	16,4	17
	Ramusspitze	18,4	19	19,4	19

TABELLE 14*c*

Adulte, weibliche Brustfedern, Radiendichte (R/G)

		Rm 5	Rm 10	Rm 15	Rm 20
Rd	Ramusbasis	22,3	24,7	27,3	27,3
	Ramusspitze	21,3	21,3	21	20,7
Rp	Ramusbasis	18	18,3	20,3	20,3
	Ramusspitze	21,3	21	21	21

Die Distalradien stehen an der Ramusbasis bei juvenilen und adulten (männlichen sowie weiblichen) Brustfedern dichter als an der Ramusspitze.

Die Proximalradien stehen nur bei juvenilen Federn an der Ramusbasis dichter als an der Ramusspitze. Bei adulten Federn beiderlei Geschlechtes ist die Dichte der Proximalradien an der Ramusspitze grösser oder gleich gross wie an der Ramusbasis.

Die Differenz in der Radiendichte zwischen Ramusspitze und Ramusbasis ist bei Juvenilfedern am grössten und nimmt von federdistal gegen federproximal zu. Beim 20. Ramus beträgt diese z. B. für juvenile Distalradien (Tabelle 14*a*) 88,8% (Ramusspitze = 100%) gegenüber 36,8% beim 5. Ramus. Die Dichteunterschiede sind somit zwischen Astspitze und Astbasis bedeutend grösser als zwischen distaler und proximaler Ramusfahne (Tabelle 13) an der Astbasis.

Fassen wir die Ergebnisse der Radienauszählungen zusammen: In Schaftnähe erhalten wir für das Adultgefieder eine um durchschnittlich 7,7% höhere Radiendichte als für das Juvenilgefieder. Im Gebiet des vorderen und hinteren Rückens sind die Unterschiede zwischen den beiden Federgenerationen am grössten, in der Brustregion, wo die Ramusdichte von Adultfedern besonders gross ist, haben Federn beider Generationen eine ähnliche Radiendichte.

Auch zwischen den verschiedenen Teilen einer einzelnen Feder variiert die Radiendichte (Fig. 10). Schliesslich finden wir am einzelnen Ramus verschiedene Werte, und zwar sowohl zwischen Distal- und Proximalradien als auch zwischen mehr an der Ramusspitze oder mehr an der Ramusbasis gelegenen Radien derselben Ramusfahnenhälfte. Die bisherigen Angaben, die Radiendichte sei bei Adultfedern „grösser", müssen als sehr grobe Vereinfachung angesehen werden.

Dazu kommt, dass im Sichtbarkeitsbereich der Feder durch die erwähnten spitzeren Winkel Radius/Ramusschaft und durch die Torsion von Radien die „effektive" Dichte der Ramusfahne stark vergrössert werden kann. Bei *Phasianus colchicus L.* mit seinen Schillerstrukturen kann die Dichte der Radien am Ramusschaft relativ wenig aussagen über die Differenzierungshöhe der Feder.

2. *Die Gestalt der Radien und ihre Verteilung auf der Feder*

Aus der Fülle von Material wähle ich für die mikroskopische Analyse der Radien juvenile und adulte (männliche und weibliche) Federn aus der Region des Vorderen Rückens, wie sie auf Figur 11 dargestellt werden, weil die Analyse der Radiendichte für Juvenil- und Adultfedern verschiedene Werte ergeben hat und weil die Federn dieser Region alle für eine Jagdfasanfeder typischen Federzonen enthalten. Als Ergänzung werden auch Brustfedern herbeigezogen. In den

Figuren 11A—C wurden auf den Konturfedern Zonen mit verschiedenen Radienstrukturen abgegrenzt. Eine solche Einteilung erleichtert die Besprechung und gibt einen Überblick über die wichtigsten vorkommenden Radientypen; sie stösst aber auf Schwierigkeiten, weil für jede Zone charakteristische Radien

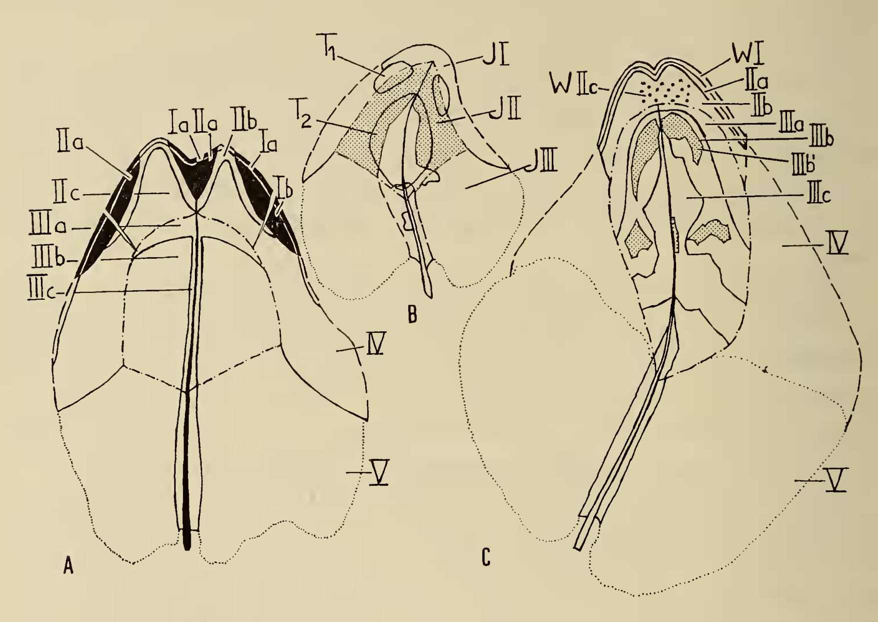


Fig. 11.

Zonen mit verschiedenen Radienstrukturen (Vorderer Rücken).

A = männlich adult
B = juvenil
C = weiblich adult
—·—·— = Grenze der Verhakungszone
Weitere Erklärungen im Text.

beschrieben werden können, aber keine scharfen Grenzen zwischen den einzelnen Zonen vorkommen: viele Übergangsformen verwischen diese, eine Form geht allmählich in die andere über. Die Kennzeichnung der Zonen mit römischen Zahlen und kleinen Buchstaben als Indices (bei juvenilen Federn wird ein J, bei weiblichen Adultfedern ein W vorangestellt) sagt nichts aus über die Differenzierungshöhe der Radien oder über eine „Entsprechung" von Zonen (z. B. bei männlicher und weiblicher Adultfeder); sie soll nur ein rasches topographisches Einordnen der im Text besprochenen Radienstrukturen erlauben.

Die bei Juvenil- und Adultfedern vorkommenden Radien werden zuerst einzeln beschrieben, anschliessend in einem zusammenfassenden Vergleich einander gegenübergestellt.

2.1. *Die Juvenilfeder* (Fig. 11B).

a) Die Zone J I. Wenig differenzierte Spiessradien sind für diese vom Follikel zuerst gebildeten Astabschnitte des Fahnenteiles von Juvenilfedern charakteristisch. Die Ramusspitze mit den äussersten Radien ist im distalsten Federteil verschieden gestaltet als im proximaleren. Figur 12A zeigt das relativ massiv gebaute Ramusende im distalsten Fahnenteil der Feder. Der frei herausragende Ramusschaft ist gleich lang wie die ersten Radien. Diese sind relativ kurz und stehen vom Ramus ab. Proximaler an der Juvenilfeder (Fig. 12B) ist die Ramusfahne sehr lang ausgezogen. Die Spitze bricht leicht ab und fehlt bei den meisten Ästen.

Distal- und Proximalradien (Rd und Rp) sind bei der Juvenilfeder von der Ramusspitze an unterscheidbar, sind aber, wie Figur 13 veranschaulicht, distal an der Feder (Ramus 2 und 3 in Fig. 13A) ähnlicher gebaut als proximaler (Ramus 11 in Fig. 13B). Noch leichter unterscheidbar werden beide Radientypen gegen ramusproximal hin, da Übergangsformen zu den Haken- und Bogenradien auftreten (Fig. 14B, C). Diese von feder- und ramusdistal gegen feder- und ramusproximal zunehmende Differenzierungshöhe erlaubt es, in der Zone J I zwei

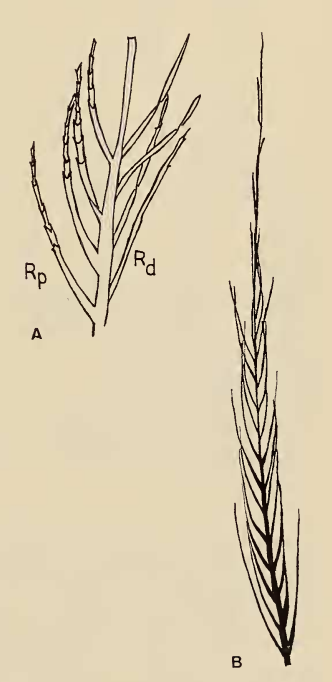


FIG. 12.

Ramusspitzen bei einer Juvenilfeder (Vorderer Rücken).

A = Ramus 1, Zone J I, Ramusschaft breit, gleich lang wie distalste Radien.

B = Ramus 25 (von 30 F) Zone J I, distalste Radien anliegend, Ramusschaft an der Spitze lang ausgezogen.

R_p = Proximalradien R_d = Distalradien

Haupttypen von Radien zu unterscheiden: die distalsten, am einfachsten gebauten Radien der Zone J I erinnern trotz des Fehlens der „Differenzierungszellen“ bei den Proximalradien an die von BECKER (1959) beim Megapodius- Erstlingsgefieder beschriebene „Radiusgrundform“. Um Verwechslungen vorzubeugen nenne ich diese einfachsten beim Jagdfasan-Juvenilgefieder vorkommenden Radien „Vorstufen-Radien“ (Fig. 13, 14A, 19A, B). Proximal folgen in dieser Zone Spiessradien mit vorwiegend langgestreckten Zellen (Fig. 14B, 18A, 19C, 21A) die ich als „*Ubergangsradien*“ bezeichnen will. (Die Figuren 13—18 sind wie die meisten Radienabbildungen im gleichen Masstab mit dem Prado-Pro-

jektor gezeichnet und direkt vergleichbar. Dies gilt nicht für die mit dem Vermerk „M 11" bezeichneten Detailskizzen wie z. B. Figur 19—23A).

Die Struktur der Vorstufen-Radien: Ich möchte zunächst den „ganzheitlichen" Eindruck betonen, den diese einfachsten Radien des Phasianus-Juvenilgefieders erwecken: ein Zelltyp verändert sich allmählich von der Radius-

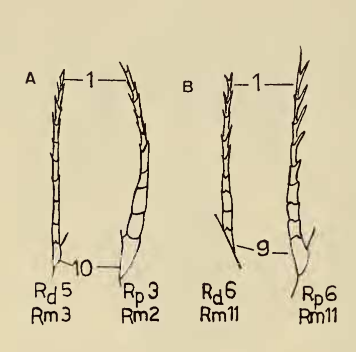


FIG. 13.

Vorstufen-Radien, Juvenilfeder, Zone J I (Vorderer Rücken).

R_d = Distalradius
R_p = Proximalradius
m = Ramus
A = distalster Fahnenteil
B = distale Fahnenhälfte, proximaler als A.

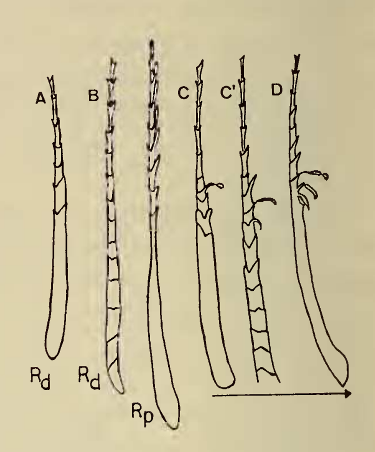


FIG. 14.

Radien am 12. Ramus von 34 F (Brustfeder).
A = Vorstufenradius (Zone J I)
B = Spiessradien (Zone J I)
C, C', D = Übergang zum Hakenradius (Zone J II) gegen ramusproximal.

spitze bis zur Radiusbasis. Eine langgestreckte, röhrenförmige Zelle mit asymmetrischem, schlankem Fortsatz wird graduell kürzer, breiter, flacher und symmetrisch. Die symmetrisch gewordenen Fortsätze bilden sich schrittweise zurück und fehlen in den basalsten Zellen. Hochspezialisierte Zellen, wie wir sie proximaler am Ramus finden werden, fehlen; ein einziger Zelltyp wird leicht abgewandelt.

Beim Distalradius von Figur 19A ist es möglich, die Zellen 1 und 2 nach BECKER (1959) bereits als „Pennulum", die Zellen 3 und 4 als „Differenzierungszellen" und die zwei bis drei proximalsten, sehr undeutlich voneinander abgegrenzten Zellen als „Basalstück" zu bezeichnen. Die graduellen Veränderungen der einzelnen Zellen laufen aber von radiusdistal bis radiusproximal über diese Grenzen hinweg und verwischen diese weitgehend (Fig. 13A, 14A, 16A).

Bei Proximalradien (Fig. 13A, B, 19B) sind die Zellfortsätze (= Wimpern) im distalen Radiusabschnitt länger als bei den Distalradien. An der Ramusspitze und distal in der Feder liegen diese Wimpern der Zelle eng an. Beim Proximal-

radius ist eine Einteilung des Radius in Pennulum (Zellen mit Wimpern) und Basalstück möglich; eine „Differenzierungszone" ist nicht erkennbar.

Noch weniger erkennbar ist diese Radiuszone, in der sich bei den Hakenradien die Hamuli und bei den Bogenradien Zellen mit ventralen Zähnen und Widerlagern bilden bei den Übergangsradien der Zone J I (Fig. 14B;

Fig. 15.

Übergang vom Spiessradius zum Dunenradius, 34. Rm von 50 (Brustfeder)

A = Zone J I, ohne Torsion
B, C = Zone J III, C proximaler am Ramus als B.
N = Nodus
T = Torsion

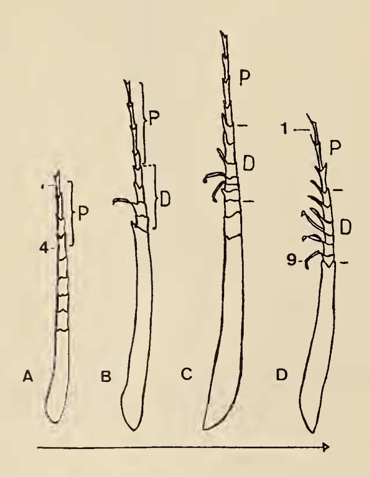


Fig. 16.

Juvenile Distalradien, Mittlerer Fahnenteil, Vorderer Rücken.

P = Pennulum
D = Differenzierungszone
→ = gegen ramusproximal

A, B = 12. Rm von 34 F
C, D = 17. Rm von 34 F

18A; 19C; 21A). In allen skizzierten Radien kann nur zwischen typischen Pennulumzellen (langgestreckte, röhrenförmige Zellen mit ein- oder beidseitigen distalen Fortsätzen) und Basalstückzellen (Zellen immer noch länger als breit, aber abgeflacht und ohne Fortsätze) unterschieden werden. Zwischen typischen Pennulum- und Basalstückzellen können zahlreiche zylindrische Zellen ohne Fortsätze den Radius ausserordentlich verlängern und Übergangsformen zum Dunenradius hin bilden (Fig. 21A). Figur 14B zeigt Übergangsformen zwischen Vorstufenradius und Hakenradius: sogar hier, wo eine bessere Ausgestaltung der „Differenzierungszone" in Richtung Haken- oder Bogenradius zu erwarten wäre, können nur zwei Radiusabschnitte sicher ermittelt werden: das Pennulum,

welches bereits aus sechs bis sieben Zellen besteht, wie sie proximaler am Ramus bei Haken- und Bogenradien vorkommen werden und das noch wenig differenzierte Basalstück. Beim Proximalradius ist auch hier die Zweiteilung deutlicher als beim Distalradius, bei dem eine Zellform allmählich in die andere übergeht.

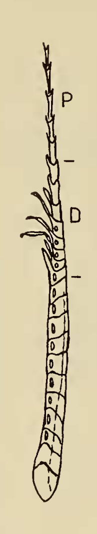


Fig. 17.

Hochdifferenzierter juveniler Hakenradius der Fahnen- und Ramusmitte (Vorderer Rücken).

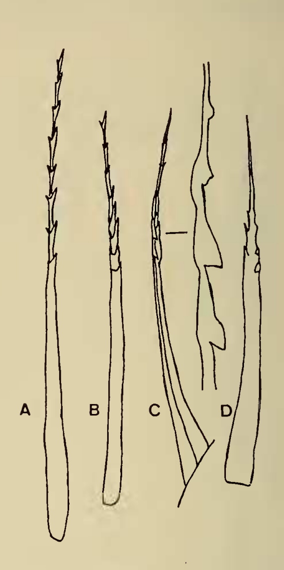


Fig. 18.

Juvenile Proximalradien aus der Fahnenmitte (Vorderer Rücken).
A = distal am Ramus
B = Ramusmitte
C, D = Ramusbasis

Bei allen Übergangsradien der Zone J I ist der distale Radiusteil, das Pennulum, relativ gut entwickelt, der basale Abschnitt dagegen nicht auffallend gestaltet.

Der von Becker (1959) eingeführte Begriff der „Differenzierungszellen" ist, auch wenn diese Zellen bei den einfachsten Phasianus-Radien nicht erkennbar sind, für die ramusproximaler gelegenen, höher differenzierten Radien (Fig. 14C, D, 16B—D) von *Phasianus colchicus L.* sehr nützlich: dort schieben sich zwischen Pennulum und Basalstück eine Anzahl von Zellen ein (der Radius entsteht im Follikel nicht gleichzeitig als Ganzes; sondern von der Radiusspitze wird gegen die Radiusbasis Zelle an Zelle gereiht; Durrer, 1965), welche die oben erwähnten Sonderstrukturen beim Haken- und Bogenradius bilden.

Das Fehlen von „Differenzierungszellen" bei den Vorstufen-Radien der Zone J I ist verständlich: die vom Follikel später für die Adultfeder in dieser Federregion gebildeten Radien zeigen auch in ihrer höchsten Differenzierungsstufe keine Dreiteilung. Es entstehen im distalsten Ramusteil (s. Abschnitt 2.2.)

Wimperradien mit Samtstruktur und Spiessradien mit Schillerstruktur. Beim Adult- und Juvenilgefieder entstehen erst ramusproximaler Haken- und Bogenradien. Aus BECKERS „Radiengrundform“ sind aber besonders die Haken- und

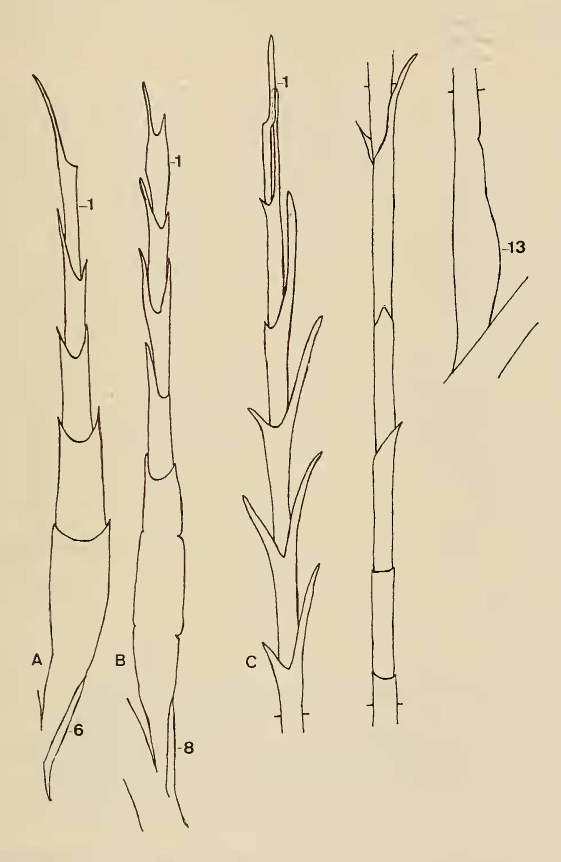


FIG. 19.

Juvenile Radien, Zone J I, Vorderer Rücken.
A = Distalradius, Vorstufe (Rm 2, 4. Radius)
B = Proximalradius, Vorstufe (Rm 3, 1. Radius)
C = Spiessradius (Rm 14, 16. Radius)

Bogenradien gut ableitbar. Vielleicht besteht bei *Megapodius*, bei diesem extremen Nestflüchter, von allem Anfang an die „Tendenz“, die Flugfunktion einer Deckfeder zu betonen; d. h. hauptsächlich Radien mit Hamuli, ventralen Zähnen und Widerlagern zu bilden. Optische Strukturen wie Samt- und Schillerradien fehlen dem Adultgefieder von *Megapodius*. Die adulte Jagdfasanfeder dient in ihrem Sichtbarkeitsbereich der „Erscheinung“ und erst in ihrem schaftnäheren Teil hauptsächlich der Flugfunktion (Verhakungsfeld).

Aus den Vorstufenradien der Zone J I lassen sich sowohl Radien mit optischer Struktur, als auch Dunenradien mit Wärmefunktion ableiten. Durch ein Hinzutreten von „Differenzierungszellen" entstehen im Verhakungsfeld ferner Haken-

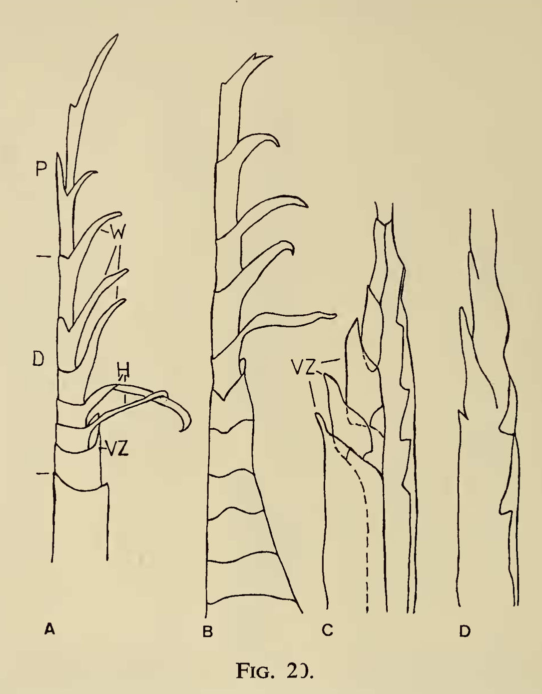


Fig. 20.

Radien aus dem juvenilen Hakenfeld, Zone J II (Rm 17 von 25 F).

A, B = Distalradien H = Hamulus
A = basales Ramusdrittel VZ = Ventraler Zahn
B = proximalster Ramusteil W = Wimperzelle
C, D = Proximalradien, D = distaler am Ramus als C.

und Bogenradien, also Radien mit Festigungsstruktur. Eine „Radiusgrundform" könnte auf Grund der bei *Phasianus colchicus L.* gefundenen Verhältnisse primär aus nur einem Zelltyp bestehen, der verschieden modifiziert werden kann. Da der Radius nicht als Ganzes gleichzeitig gebildet wird, ergibt sich die Möglichkeit, den Radiuszellentyp von radiusdistal bis radiusproximal graduell zu verändern; es können sich auch neue Zelltypen in der Radiusmitte differenzieren (Erscheinen der „Differenzierungszellen"), während für Pennulum- und Basalstückzellen die Differenzierungshöhe auf einer ähnlichen Stufe verharren kann wie distaler am Ramus. Von einem erst sekundär auftretenden Differenzierungszentrum aus wird die Radiusmitte neu gestaltet, entstehen z. B. allmählich über Vorstufen funktionstüchtige Hamuli bei Hakenradien (Fig. 14C, 16A—D, 30C). Bei den Bogenradien verändern sich von den Differenzierungszellen an alle nachfolgenden Basalstückzellen: sie bilden eine dorsale Krempe.

b) Die Zone J II. Diese Zone ist mit dem juvenilem Verhakungsfeld identisch. Sie enthält den braunschwarz pigmentierten Bogenfleck sowie den hellen Schaftfleck. Die Radien sind dreiteilig: mindestens ein Hamulus ist bei den Distalradien von den Differenzierungszellen zwischen Pennulum und Basalstück gebildet worden. Die Proximalradien zeigen Widerlager und eine dorsale Krempe.

Für die Abgrenzung der „Differenzierungszellen" von den Pennulum- und Basalstückzellen gilt beim Distalradius: erscheint eine Zelle gegenüber ihren distalen, benachbarten Zellen des Pennulums überdurchschnittlich verkürzt, verbreitert, und wird der ventrale Fortsatz relativ verstärkt (anliegend oder bereits abstehend), so zähle ich diese Zelle nicht mehr zum Pennulum, sondern zur „Differenzierungszone" („differenzierte" Zone wäre besser; da aber alle Radienzellen dieser Federregion „differenziert" sind, betone ich mit den Ausdrücken „Differenzierungszone" und „Differenzierungszellen" nur, dass hier Sonderstrukturen für die Verhakung gebildet wurden). Nach Becker (1959) bilden die drei distalen Differenzierungszellen beim Hakenradius von *Megapodius* die Hamulizellen. Nach meiner Abgrenzung bei Radien des *Phasianus*-Juvenilgefieders gehören die ein bis drei Zellen mit verstärkten ventralen Fortsätzen (= Wimpern), die den Hamuluszellen häufig ähnlicher sind als den langgestreckten Pennulumzellen, zur Differenzierungszone (Fig. 14C, Zelle 7; Fig. 16B, Zellen 5 und 6; Fig. 16C, Zellen 5, 6, 7; Fig. 16D, Zellen 4, 5, 6; Fig. 17, Zellen 6, 7, 8; Fig. 20A, Zellen 3, 4, 5). Proximalwärts gehören die ein bis vier Hamuluszellen eindeutig zur Differenzierungszone. Unsicher ist dagegen die Abgrenzung gegen das Basalstück: der ventrale Zahn (gelegentlich mehrere ventrale Zähne) wird nach Becker von einer der basalen Differenzierungszellen gebildet. Ich möchte diese Zelle (Fig. 17, Zelle 13) als Übergangszelle zwischen Differenzierungszone und Basalstück bezeichnen. Wegen des ventralen Zahnes im distalen Zellteil gehört die Zelle zur Differenzierungszone (der Zahn ist „neu" differenziert worden, gegenüber den Radien der Zone J I); im übrigen ist diese Zelle breit, kurz und abgeflacht, trägt also viele Merkmale einer Basalstückzelle. Beschränkt man sich bei der Beschreibung des Radius auf nur zwei Teile (Pennulum und Basalstück), so gehört die Zelle mit dem ventralen Zahn eindeutig zum Basalstück. Wegen der Sonderstrukturen in der Radiusmitte und der graduellen Erweiterung dieser Zone sowohl gegen radiusdistal (Wimperzellen) als auch gegen radiusproximal (Zelle mit ventralem Zahn) möchte ich an Beckers Dreiteilung eines Haken- und Bogenradius festhalten, trotz der Schwierigkeiten einer Abgrenzung: innerhalb einer Feder als Ganzes, eines Ramus und nun auch eines jeden einzelnen Radius treffen wir beim *Phasianus*-Gefieder auf „fliessende" Übergänge. Sobald sich aber typische Elemente für jede Zone definieren lassen (die Pennulum-, die Hamulus-, die Basalstückzelle) ist eine Einteilung nicht nur gerechtfertigt, sondern für eine eingehende vergleichende Betrachtung eine Notwendigkeit.

Beim Proximalradius betrachte ich alle Zellen, die in der Radiusmitte ein Widerlager tragen, als zur Differenzierungszone gehörend (Fig. 18B, Zellen 4, 5, 6).

Für die Radien der Zone J II ist charakteristisch, dass ihre Länge vom Rande des Verhakungsfeldes an bis zur Ramusmitte zunimmt. Gegen die Ramusbasis hin werden die Radien wieder kürzer. Vergleichen wir Hakenradien aus verschiedenen Ramusgebieten der Fahnenmitte von Juvenilfedern miteinander (Fig. 16B—D, 17, 20A, B) so zeigt sich, dass sich die Proportionen der drei Radienabschnitte dabei wenig verändern: das Pennulum ist relativ kurz und nimmt durchschnittlich nur einen Viertel der Radiuslänge ein; die Differenzierungszone beansprucht einen Fünftel bis zu einem Viertel, das Basalstück rund die Hälfte oder etwas mehr (47—57%) der totalen Radienlänge. Pennulum und Differenzierungszone von juvenilen Hakenradien erreichen zusammen also rund die halbe Radiuslänge.

Die Zellenzahl des Pennulums scwankt bei Distalradien zwischen zwei und fünf. Die geringste Zahl finden wir in unmittelbarer Schaftnähe (Fig. 20A und B). Dort gleichen die beiden noch als „Pennulum" gedeuteten Zellen derart den distalsten Zellen der Differenzierungszone (kräftige, gebogene, distale ventrale Fortsätze, aber pennulumtypische Länge und Röhrenform der beiden distalsten Zellen), dass von einer Reduktion des Pennulums gesprochen werden muss: die Tendenz, Wimper- und Hamuluszellen auszubilden, ist in dieser Region sehr gross; der Pennulumcharakter wird dadurch nicht aufgehoben, aber die Zelle wird zu einer Art Übergangszelle Pennulum-Wimperzelle. Die Grenze zwischen Pennulum und Differenzierungszone ist hier aufgehoben. Die Verhältnisse sind hier etwas komplizierter als bei Megapodius, wo Becker (1959) für das Pennulum von der Ramusspitze bis zur Ramusbasis eine zunehmende Anzahl von Zellen festgestellt hat.

Die Differenzierungszone besteht bei den höchst differenzierten Hakenradien der Ramusmitte (mittlerer Fahnenteil; Fig. 17) aus: drei distalsten Zellen (Zellen 6, 7, 8), deren ventraler Fortsatz graduell kräftiger und von der Radiusachse abstehender wird, drei bis höchstens vier Hamuluszellen (die distalste und proximalste Zelle ist häufig nicht funktionstüchtig: der Haken liegt entweder dem Radius an oder das Ende des „Häkchens" ist nicht zurückgekrümmt) und zuletzt als proximalste Zelle ein ventraler Zahn, der meistens relativ schwach entwickelt ist. Die acht Zellen der Differenzierungszone (Fig. 17) sind als Ganzes gleich lang wie die fünf Pennulumzellen. Eine Verkürzung und Verbreiterung der Zellen dieser Region ist deutlich: wahrscheinlich hängt dies mit der für jede Zelle zur Verfügung stehenden Materialmenge in Beziehung; für den Hamulus wird relativ viel Material verbraucht, der übrige Zellkörper wird kürzer.

Das Basalstück besteht aus elf bis zwölf recht grossen, abgeflachten Zellen ohne Fortsätze.

Die Differenzierungszellen von Proximalradien der Zone J II werden auf den Figuren 18 und 20 dargestellt: bis vier Widerlager werden in dieser Zone gebildet. Die distalsten beiden Zellen entwickeln je einen relativ kleinen, abgerundeten Höcker; eine oder beide proximaleren Zellen bauen massivere, gegen die Radiusbasis hin „überhängende" Widerlager auf (Widerhaken). Ventral finden wir an jeder Zelle dieser Zone einen deutlich ausgebildeten Zahn, während bei juvenilen Distalradien im Normalfall nur die proximalste Differenzierungszelle (oder „Übergangszelle zum Basalstück") einen ventralen Zahn trägt.

Die Differenzierungszone von Proximalradien ist in der Ramus- und Federmitte gleich lang wie das Pennulum. Auch bei Proximalradien ist das Basalstück in der Zone J II verhältnismässig lang; es ist wenigstens gleich lang, meistens länger als Pennulum und Differenzierungszone zusammen. Die Länge des Basalstückes von juvenilen Haken- und Bogenradien ist wegen der relativ grossen Distanz zwischen zwei benachbarten Rami der Juvenilfeder (s. Kapitel B. 1) verständlich.

c) Torsionen von Radien in der Fahne von Juvenilfedern (Zonen J I und J II). Im Fahnenteil von juvenilen Federn des Vorderen Rückens kommen zwei Zonen vor (T_1 und T_2 in Fig. 11B), in denen Radien ihre Breitseite dem Beschauer zuwenden.

In der Zone T_1, welche Radien der Zone J I und J II erfasst, und zwar pigmentierte und nicht pigmentierte Teile der Fahne, sind die Distalradien an ihrer Basis tordiert, während die Proximalradien keine Torsion aufweisen. Es handelt sich um die für adulte Schillerradien typische Torsion („Totalmodifikation eines Radius"), die hier bei Übergangsradien der Zone J I und bei einfachen Hakenradien (mit noch wenig funktionstüchtigen Hamuli) verwirklicht ist. Die Torsion, ein wichtiges Merkmal für Schillerradien (Radien mit optischer Struktur, s. Abschnitt 2.2. männliche und 2.3. weibliche Adultfeder), wird hier in einer räumlich noch beschränkten Zone bereits „vorweggenommen" und muss als „Andeutung von kommenden optischen Strukturen" aufgefasst werden. Von „Schillerradien" kann bei der frühen Juvenilfeder (24. Tag) noch nicht gesprochen werden, es fehlt die Pigmenteinlagerung.

In der schaftnahen Zone T_2, die ebenfalls sowohl pigmentierte wie nicht pigmentierte Teile von J II umfasst, zeigen die Proximalradien ihre Breitseite. Die Torsion wird innerhalb der Zone T_2 von ramusdistal gegen ramusproximal ausgeprägter. Die Distalradien dieser Zone weisen keine Torsion auf.

Zwischen den Zonen mit tordierten Radien liegt ein Teil des bogenförmigen, braunschwarz pigmentierten Fleckens, in dem weder die Distal- noch die Proximalradien eine Drehung haben. Die Flächen T_1 und T_2 können auf verschiedenen Federn verschieden gross und deutlich ausgebildet sein. Im Abschnitt 3 dieses

Kapitels werde ich die bei der Juvenilfeder vorgefundenen Torsionsverhältnisse denjenigen bei adulten männlichen und weiblichen Federn gegenüberstellen.

Die Pigmenteinlagerung allein verändert hier die Radiengestalt nicht: benachbarte Proximal- und Distalradien innerhalb und ausserhalb der pigmentierten Zone (gegen den Schaftfleck zu) haben die gleiche Form. Am distalen Rand des braunschwarzen Bogenfleckens fällt interessanterweise der Beginn der Pigmenteinlagerung mit demjenigen der Hakenbildung auf einer längeren Strecke zusammen.

d) Der Übergang Fahnen-/Dunenteil und der Dunenteil J III. Zwischen reinen Fahnen- und Dunenrami schieben sich bei juvenilen Federn des Vorderen Rückens Rami ein, die in ihrem distalsten und proximalsten Teil Fahnen-, in ihrer Mitte Dunencharakter haben, sogenannte FDF-Rami. An solchen Ästen kommen zwischen typischen Spiess-, Dunen- und Haken-/Bogenradien interessante Übergangsformen vor.

Der in Figur 21A dargestellte Spiessradius aus der Übergangszone zwischen distalem Fahnen- und Dunenteil des Ramus gehört, da er noch keine Torsion des Basalstückes aufweist und zur flächenhaften Ausgestaltung der Ramusspitze beiträgt, zum Fahnenteil des Astes und der Gesamtfeder. Typisch für diesen Spiessradius sind die langgestreckten, röhrenförmigen Zellen, die im distalen Radiusabschnitt (Zellen 1—11) mit ihren Fortsätzen Pennulumcharakter haben. Neu gegenüber distaler am Ramus und an der Feder liegenden Spiessradien sind die Aufblähungen in der Zellmitte, wie sie bei den Zellen 3, 4, 5, 13, 17 und 18 auffallen. Im Dunenteil der Juvenilfeder stossen wir auf ähnliche Zellformen (Fig. 24, Zellen 3, 4, 16, 23). Eine Verdickung des distalsten Zellteiles zu einem Nodus kann erst proximaler am gleichen Ramus im Dunenteil beobachtet werden. Die Zellenzahl (ungefähr 25, die proximalsten Zellen sind undeutlich abgegrenzt) und damit die Radiuslänge ist bereits gross, wird aber im Dunenteil desselben Ramus nahezu verdoppelt. Das Basalstück (von Zelle 18 an) ist im Querschnitt U-förmig (bessere Stütze für den langen, gestreckten Radius); beim typischen Dunenradius ist das Basalstück dagegen abgeflacht und hat mindestens eine Torsion.

Für den Dunenradius des FDF-Ramus, der in Figur 21B dargestellt wird, sind neben der erwähnten grösseren Länge und der Torsion im Basalstück charakteristisch: wenig Zellen tragen im distalsten Radiusabschnitt Wimpern (Zellen 1—4 mit echtem Pennulumcharakter), viele Zellen zeigen ein zu einem Nodus verstärktes distales Ende und einen schlanken Zelleib (Internodium). In der basalen Radiushälfte finden wir zwei Arten von Nodi, die wir auch im Dunenteil von Adultfedern wieder antreffen werden: bei den Zellen 23—28 eine unregelmässige, rechtwinklig zur Zell- und Radiusachse herausstehende „Wucherung“ oder Verdickung ohne deutliche Zellgrenze; proximaler am Radius tragen

die Zellen 29, 30 und 32 bis 35 einen kelchartigen, undeutlich vierkantigen Nodus mit verschieden gut ausgebildeten, kurzen, distalen Fortsätzen.

Im proximalsten Dunenteil des FDF-Ramus verkürzen sich die Radien wieder: nach nur drei typischen Pennulumzellen (Fig. 22A) folgen ohne Ein-

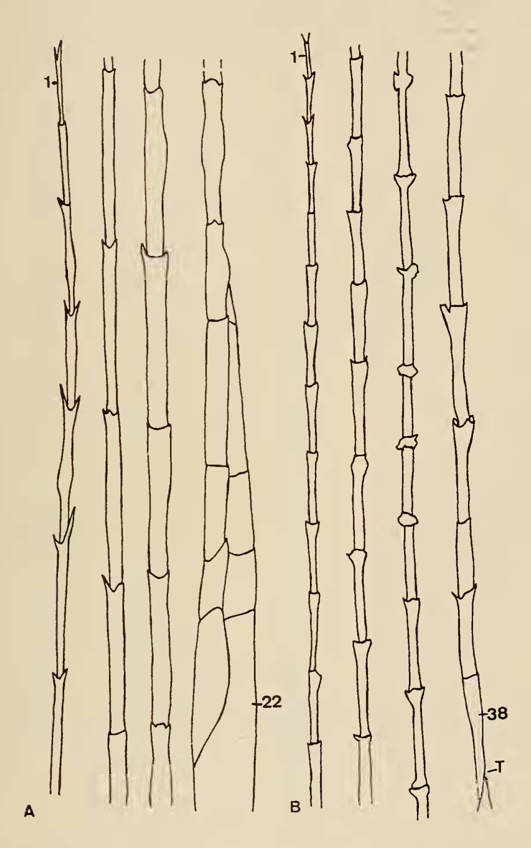


Fig. 21.

Radien eines juvenilen Fahnen-Dunen-Fahnenramus (FDF-Rm, Vorderer Rücken).

A = Spiessradius ohne Torsion (T) aus der Übergangszone distaler Fahnenteil/mittlerer Dunenteil des Ramus
B = Dunenradius mit Torsion aus dem mittleren Teil des FDF-Rm.

schaltung von zahlreichen röhrenförmigen Zellen sieben typische Dunenzellen mit kelchartigem, hochdifferenziertem Nodus (z. B. Zelle 7).

Noch proximaler am Ramus stehen wieder Spiessradien mit z. B. in Figur 22B fünf Pennulum-, sieben Dunenzellen und einer auffallenden dreizehnten Zelle, die distal einen kräftigen Nodus und in der Zellmitte eine Aufblähung mit einem hamulusartigen Zahn aufweist. Es ist eine (vielleicht aus zwei Zellen verschmolzene)

„Übergangszelle“, die sowohl Dunencharakter wie bereits Andeutungen von „Verhakungsstrukturen“ trägt. Die proximal folgende Zelle 14 ist sehr kurz. Die Basalstückzellen weisen wiederum einen U-förmigen Querschnitt auf, und eine Torsion fehlt.Das Auftreten von Verhakungsstrukturen wird gegen ramus-proximal immer deutlicher, bis wir eigentliche Dunen-/Hakenradien und zuletzt echte Hakenradien feststellen. Der zweiteilige Dunenradius wird durch das

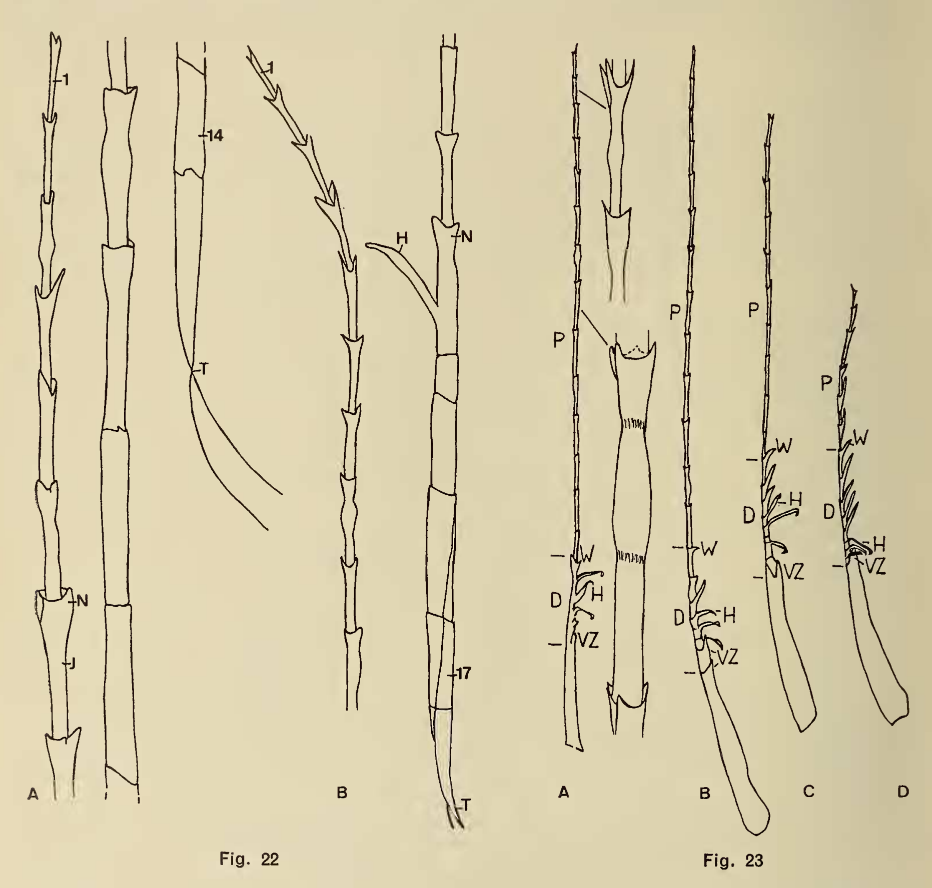


FIG. 22.

Distalradien eines FDF-Ramus, Juvenilfeder (Vorderer Rücken).

A = proximalster Dunenteil des Ramus mit höchstdifferenzierten Dunenzellen.
B = Übergang Dunenteil- proximaler Fahnenteil des Ramus. Zelle 13 mit Nodus (N) und Hamulus (H).

FIG. 23.

Distalradien eines FDF-Ramus, Juvenilfeder (Vorderer Rücken).

A → D = jeweils proximaler am Ramus: Übergang vom Radius mit Dunencharakter zum Hakenradius mit stark ausgeprägter Differenzierungszone (5 Wimpern, 3 Hamuli, ventraler Zahn).

Auftreten der Differenzierungszone zum dreiteiligen Hakenradius: siehe Figur 23A—D. Gerade diese Übergangsradien zeigen deutlich, dass für Hakenradien die von BECKER (1959) gewählte Terminologie mit einer Einteilung des

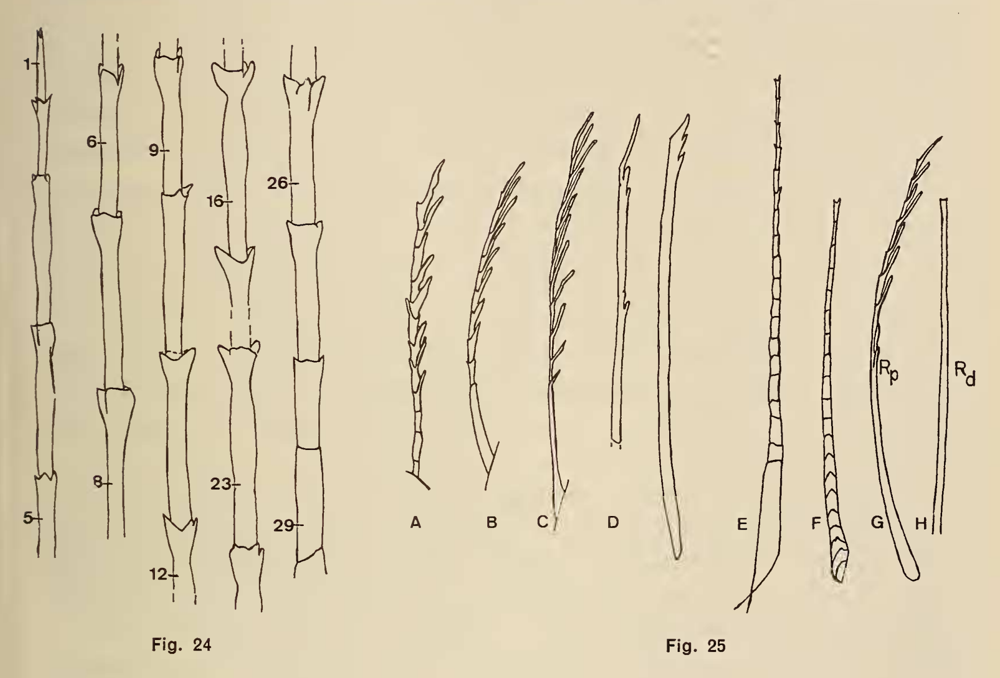


FIG. 24.

Auswahl von Zellen eines Radius aus dem basalen Drittel des Dunenteiles (J III) proximal am Ramus (R 145 von 156), (Vorderer Rücken).

FIG. 25.

Radien aus Zone I, Adultfeder (Vorderer Rücken).

A = männlich, Samtstruktur
B = weiblich, Samtstruktur
C = männlich, Samtstruktur, proximaler als A
D = männlich, Übergang Samtstruktur/Schillerradius
E, F, H = Schillerradien, Distalradien
G = Spiessradius, Proximalradius vom gleichen Ramusort wie H.

Radius in Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück richtig ist, und die von mir auf Grund der bei *Phasianus colchicus L.* vorgefundenen Verhältnisse vorgenommene Erweiterung berechtigt ist.

Das Pennulum wird bei den vier in Figur 23 dargestellten Radien graduell stark verkürzt (von 14 auf 6 Zellen). Im Radius von Figur 23A treten noch Dunenzellen auf mit Nodus und Internodium (z. T. mit der Aufblähung in der Zellmitte). Beim Radius von Figur 23C sehen wir nur noch die für Spiessradien

typischen röhrenförmigen Zellen ohne Verdickungen. Eine zunehmende Zahl von Zellen trägt distale Fortsätze, wird also zu „echten" Pennulumzellen.

Noch auffallender sind die Veränderungen, die in der Zone der Differenzierungszellen stattfinden: eine Wimperzelle (W_1) unterscheidet sich in Figur 23A deutlich von den schlanken, röhrenförmigen Zellen der Pennulumbasis. Die Zelle W_1 gehört deshalb sicher zur „Differenzierungszone". In Figur 23B, also bei einem ramusproximaler stehenden Radius, treten zwei Wimperzellen, in Figur 23C vier und beim Radius von Figur 23D sogar fünf Zellen mit kräftigen, abstehenden Wimpern (W_1—W_5) auf. Radiusproximal an diese Wimperzellen folgen zwei bis drei Zellen mit Hamuli. Diese sind bei allen vier Radien ähnlich gestaltet (das „Zentrum") der Differenzierungszone scheint weniger plastisch zu sein als die beiden Randgebiete dieser Zone). Die Zelle mit dem ventralen Zahn ist bei den vier Radien verschieden ausgebildet: ein abgerundeter ventraler Zahn liegt in Figur 23A dem Radius an; zwei zugespitzte, dornartige ventrale Zähne sind in Figur 23B zu sehen; abgerundet und nicht hervortretend ist er in Figur 23C; kräftig und abstehend dagegen beim höchst differenzierten Hakenradius von Figur 23D.

Das Basalstück der vier abgebildeten Radien ist gleich entwickelt.

Eindrücklich ist, wie am gleichen Ramus (FDF-Ramus !) eine grosse Vielfalt von Radientypen nebeneinander steht. Ihre Elemente, die Einzelzellen sind häufig selbst Übergangszellen und der Radius wird in vielen Fällen zu einem „Übergangsradius". Viele Übergangsradien prägen den Übergangsramus und als Resultat vieler Übergangsrami fällt bei der makroskopischen Betrachtung die Übergangszone zwischen Fahnen- und Dunenteil auf. Graduelle Formveränderungen im mikroskopischen und makroskopischen Bereich sind für diese Zone typisch.

Die reinen Dunenrami der Juvenilfeder tragen Radien von einheitlicherem Bau (Fig. 24). Als typische Pennulumzelle mit schlankem distalem Fortsatz darf höchstens die distalste Zelle angesehen werden. Proximaler am Radius folgen Dunenzellen. Höchst differenzierte Nodi finden wir im basalen Radiusdrittel. Der Übergang zum Basalstück ist wiederum ein gradueller (Zellen 27—29): die Nodi werden kleiner, weniger kantig, und Zelle 29 ist röhrenförmig, ganz ohne Nodus.

2.2. *Die Radien der männlichen Adultfeder* (Zoneneinteilung: s. Fig. 11A).

In der Zone I*a* sind am äussersten Federrand sowohl die Proximal- als auch die Distalradien gegen den Betrachter aufgerichtet, und beide bestehen vorwiegend aus Pennulumzellen mit je einer stark ausgebildeten Wimper (Fig. 25A, C). Es sind Radien, die am Federrand einen Samtton erzeugen (vgl. BRINCKMANN, 1959, Abb. 50), also Radien mit optischer Struktur und hier im Besonderen mit Samtstruktur.

Aus den Figuren 25A—C ersehen wir, dass ein einziger Zelltyp, hier die Pennulumzelle mit verstärktem, abstehendem distalem Fortsatz mehrmals aneinandergefügt (von radiusdistal gegen radiusproximal wird die Wimper anliegender und kürzer, die drei proximalsten Zellen sind röhrenförmig ohne Fortsatz) diesen Radiustyp ergibt. Der Radius besteht, wenn ich mich an die übliche Terminologie halte, nur aus dem Pennulum. Federproximaler gelegene Rami tragen prinzipiell ähnlich gebaute Radien an ihrer äussersten Spitze (Fig. 25C und 27A), nur sind die Zellen und ihre Fortsätze schlanker, also weniger massiv gebaut. Dasselbe gilt, dies sei hier vorweggenommen, für weibliche Radien mit Samtstruktur (Fig. 25B). Ramusproximaler (Zone II*c*) bleibt bei den Proximalradien das Pennulum mit schlanken Zellen und Fortsätzen erhalten, doch tritt ein langes „Basalstück" aus röhrenförmigen Zellen hinzu.

Goehringer (1951) beschreibt ebenfalls aus der Randzone von adulten, männlichen Federn von *Sturnus vulgaris L.* Radien, deren Pennulum verlängerte Wimpern tragen, die er „Radien mit Weiss-Struktur" nennt. Neben einem stärker betonten Pennulum tragen diese Radien des Stars eine Differenzierungszone und typische, abgeflachte Basalstückzellen. Beim Jagdfasan (Randzone von männlichen und weiblichen Adultfedern) wird nur das Pennulum ausgebildet; oder, von der Zelle aus gesehen, nur ein Zelltyp, die Pennulumzelle in ihrer maximalsten Ausbildung für den Radiusaufbau benützt. Ein Ausklingen in Röhrenzellen („Übergangszellen") findet gegen die Radiusbasis hin statt.

Diese Radien mit Samtstruktur von *Phasianus colchicus L.* sind, weil sie nur aus einem Zelltyp (der freilich seine höchste Differenzierungshöhe erreicht hat) bestehen, leicht von Vorstufenradien, die an der äussersten Ramusspitze von Juvenilfedern gebildet werden (Fig. 19B), ableitbar. Diese Radien zeigen bereits eine Betonung des Pennulums und Zellen mit asymmetrischen, schlanken Fortsätzen. Geringe Veränderungen (graduelle, nicht prinzipielle) führen zur Steigerung des Effektes. Aus unscheinbaren Vorstufen-Radien des Juvenilgefieders sind auffällige Radien mit optischer Struktur entstanden.

Es sei noch ergänzt, dass ich für die von Goehringer beschriebenen „Weissradien" die Benennung von „reflexionsverhindernden Radien" vorschlage, da beim Jagdfasan im distalen Endfleck und in beiden marginalen Flecken tiefschwarz pigmentierte Radien mit Samtstruktur vorkommen, zwischen den genannten Flecken aber weniger stark pigmentierte gelbe Radien mit derselben Struktur. Beim Star erzeugen ähnliche Pennulumzellen Weiss; wichtiger als die Farbe scheint mir das Verhindern einer Reflexion, d. h. das Aufschlucken von Lichtstrahlen, besonders bei Schrägstellung der Radien (Brinckmann, 1959), wobei die äussere Form der Radienzelle mitbeteiligt ist (nicht nur der innere Aufbau der Zelle).

In der Zone I*b*, im federproximalen Teil der beiden marginalen Flecken, sind die Proximalradien wie in der Zone I*a* Radien mit Samtstruktur.

Der aus röhrenförmigen Zellen bestehende basale Teil des Radius wird verlängert (mehr Zellen). Die Distalradien dieser Zone sind dagegen schwarze Schillerradien, wie sie für die Zone II*a* beschrieben werden.

Die Zonen I*a* und I*b* können als „Zone mit Samtstruktur", welche im Sichtbarkeitsbereich der Konturfeder die „schillernde Fläche" (Zonen II*a*, *b*, *d*) einrahmt, zusammengefasst werden.

Für die Zone II*a* ist charakteristisch, dass sowohl die Distal- wie auch die Proximalradien zu tiefschwarzen Schillerradien (Fig. 25E, F, H) modifiziert sind. Eine Torsion an der Radiusbasis bewirkt, dass die Breitseite des ganzen Radius dem Betrachter zugewendet wird. Abgeflachte Zellen, wie sie für das Basalstück typisch sind, nur mit kürzeren sichtbaren (äusseren) Zellgrenzen, die mehr oder weniger rechtwinklig zur Aussenkante verlaufen, bauen diese Radien auf. Distale Fortsätze fehlen an diesen Zellen oder sind reduziert. Die distalsten Zellen brechen bei den meisten Radien ab (Fig. 25F); sie sind röhrenförmiger als die basaleren Zellen und tragen sehr bescheidene distale Fortsätze. Es sind nicht mehr typische Pennulumzellen, doch haftet ihnen Pennulumcharakter an. Die bisher üblichen Ausdrücke „Total- und Distalmodifikation" für Schillerradien sind zu grob, zu schematisch. Ich will sie nicht verwenden, sie werden den komplizierten Verhältnissen bei *Phasianus colchicus L.* mit den vielen Übergangsformen nicht gerecht: alle Radienteile werden hier modifiziert, aber nicht alle Zellen des Radius gleich stark. Bei einer Radienbeschreibung muss hier von den einzelnen Bausteinen, von den Zellen ausgegangen werden. Schon die Ausdrücke „Pennulum" und „Basalstück" können irreführend sein, da sie gut definierte, scharf voneinander abgegrenzte Radiusabschnitte vortäuschen. Bei Radien mit derartig graduellen Übergängen sind diese überlieferten, vereinfachenden Begriffe mit Vorsicht zu verwenden.

Die Samt- und Schillerradien im Grenzgebiet zwischen den Zonen I*a* und II*a* können vorwiegend in ihrem distalsten Teil Zellen aufweisen, die Samt- (lange, asymmetrische, abstehende Wimper) und Schillerstruktur (abgeflachte Zelle, mit Nachbarzellen glatt verwachsen zu einer schillernden Fläche) kombinieren (Fig. 25D).

Auch für die Schillerradien der Zone II*a* ist es möglich, beim Juvenilgefieder in einem beschränkten Gebiet der Fahne (Fig. 11B, Zone T_1) eine Vorstufe zu finden: Zellcharakter („Basalstückzellen") und Torsion der juvenilen Distalradien weisen in Richtung Schillerradius; die Pigmenteinlagerung fehlt noch. Die „optische Struktur" ist, wie wir gesehen haben, vorbereitet, noch nicht verwirklicht.

Distal- und Proximalradien der Zone II*b* haben die gleiche Gestalt wie diejenigen der Zone II*a*. Sie sind an der Basis tordiert und unterscheiden sich nur in der Farbe von diesen eben beschriebenen Radien: es sind kupferrote Schillerradien. Wie die schwarzen Schillerradien stehen sie in spitzem Winkel

vom Ramusschaft ab, sind gestreckt (ebenfalls die Proximalradien), berühren sich gegenseitig (wegen des spitzen Winkels) und überdecken sich sogar teilweise. Sie bilden eine dichte Ramusfahne, die mit der Nachbarfahne nur im basaleren Astabschnitt verhakt ist. Die Zone II*b* ist schmal, die Grenze gegen die Zone II*a* lässt sich leicht ziehen: der Umschlag in der Pigmentierung von Schwarz zu Kupferrot muss relativ rasch erfolgen.

Fliessend ist dagegen der Übergang zur Zone II*c*. Hier haben Distal- und Proximalradien nicht mehr die gleiche Form, wie es für die distaler gelegenen Federzonen typisch ist. Nur noch die Distalradien dienen in ihrer ganzen Länge der Erzeugung von rostrotem Schiller. Sie sind entweder noch gleich gebaut wie die Schillerradien von Zone II*b*, oder sie tragen in ihrem distalen Teil vermehrt Zellen mit kurzen Fortsätzen. Diese etwas röhrenförmigeren Zellen tragen wieder „Pennulumcharakter" (Fig. 26C), ohne typische Pennulumzellen zu sein. Die Proximalradien der Zone II*c* sind Übergangsradien: die Torsion „wandert" allmählich von der Radiusbasis gegen die Radiusmitte, so dass nur noch die distale Hälfte des Radius an der Erzeugung des Schillers beteiligt ist. Der proximale Radiusteil ist gebogen (Übergang zum „Bogenradius" der Zone III) und steht in grösserem Winkel von der Ramusachse ab als die

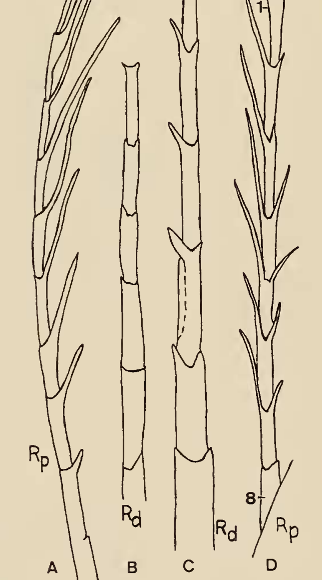


Fig. 26.

Radien einer männlichen Adultfeder (Vorderer Rücken).

A = Zone II*c*, Pennulum eines Proximalradius
B = Zone II*c*, Pennulum eines Distalradius
C = Pennulum eines Schillerradius mit kurzen Wimpern
D = Spiessradius, Zone IV, Fahnenteil FD-Ramus.

immer noch zu Schillerradien modifizierten, gestreckten Distalradien der gleichen Ramusregion. Die proximale Ramusfahne ist somit in der Zone II*c* lockerer als die distale; an der Radienbasis sind Zwischenräume zu sehen, von der Radienmitte an berühren sich die schillernden Abschnitte der Proximalradien.

Ramusproximaler gelegene Proximalradien der Zone II*c* haben keine Torsion mehr. Ihr distaler Radiusabschnitt trägt nicht mehr schillernde Zellen, sondern sehr schlanke, röhrenförmige Zellen mit langen asymmetrischen Fortsätzen, also

charakteristische Pennulumzellen (Fig. 26A), die gleichen Zellformen, wie bei den Radien mit Samtstruktur (vgl. Fig. 25C mit Fig. 26A).

Für den rostroten Schillereffekt der Zone II*c*, der weniger intensiv ist als der kupferrote, sind somit vorwiegend (von ramusdistal gegen ramusproximal zunehmend) die Distalradien verantwortlich.

Sind für die Zonen I und II im Sichtbarkeitsbereich der adulten, männlichen Konturfeder des Vorderen Rückens Radien mit optischer Struktur (Samt- und Schillerradien) charakteristisch, die der Erscheinung des Vogels dienen, so gehören zur Zone III Radien, die mit ihren Verhakungsstrukturen in erster Linie dem festen Halt der Rami, der Deckfunktion der Konturfeder dienen.

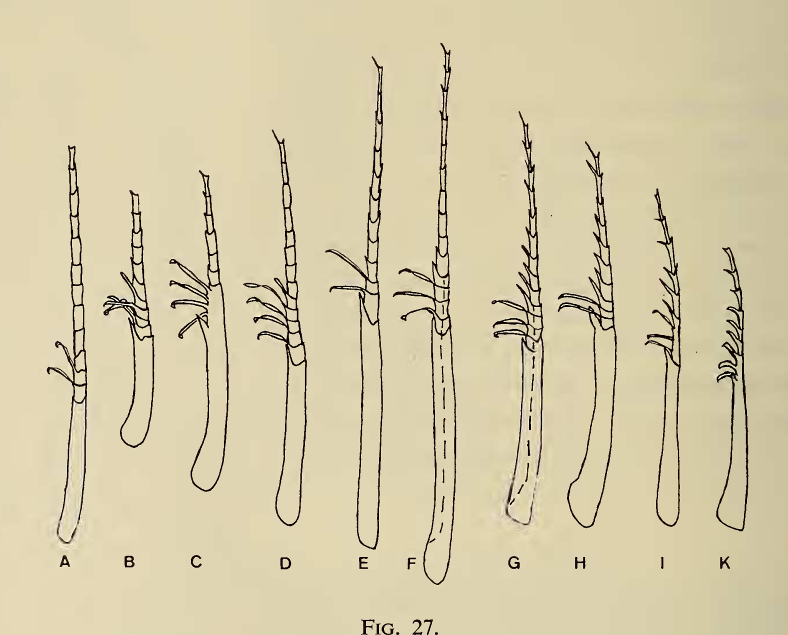


Fig. 27.

Adulte, männliche Distalradien aus der Verhakungszone.

A—D, K = Brustfeder
E—I = Vorderer Rücken
A, B, C = Übergang Zone III*a*/III*b* (Schiller/Hakenradien).
D—H = Zone III*b*
I, K = Zone III*c* an der Ramusbasis.

Die Zone III*a* ist eine Übergangsregion, in der an den Distalradien sowohl optische als auch Verhakungsstrukturen erkennbar sind (Fig. 27A—D). Der Radius als Ganzes ist an der Basis tordiert, aber nicht so stark wie bei echten Schillerradien: er zeigt von dorsal betrachtet seine Breitseite in Schrägansicht, also verkürzt. Ungefähr in der Radiusmitte treten zwei bis vier Zellen mit Hamuli auf. (Das Pennulum ist ramusdistal in dieser Zone relativ

lang und die Differenzierungszonen stehen proximal der Radiusmitte; ramusproximaler wird das Pennulum relativ verkürzt, das Basalstück verlängert, so dass die Differenzierungszellen in der Mitte oder etwas distal davon zu stehen kommen.) Die distalste Differenzierungszelle ist im Normalfall eine Wimperzelle, die proximalste Zelle dieser Region trägt den ventralen Zahn. Die Zellen distal der Differenzierungszone im „Pennulum", tragen noch eindeutig den Charakter von „schillererzeugenden Zellen". Erst ramus- und federproximaler werden zunächst die distalsten Zellen des Radius schlanker, röhrenförmiger und tragen distale Fortsätze, haben diese Zellen also Pennulumcharakter (Fig. 27C, D, E).

Im Basalstück sind die äusseren Zellgrenzen bei Luftpräparaten nicht oder nur teilweise sichtbar, sie wurden in den meisten Skizzen weggelassen. Die Differenzierungszone wird wie das Basalstück von ramusdistal gegen ramusproximal (innerhalb der Zone III*a*) graduell vergrössert, die Hamuli werden zahlreicher (bis vier) und kräftiger. Der „Schillerradius-Charakter" nimmt gegen ramusproximal ab, während der „Hakenradius-Charakter" der Distalradien immer deutlicher wird.

Die Proximalradien gehen ganz allmählich von den in der Zone II*c* beschriebenen Spiessradien mit gut ausgebildetem Pennulum und röhrenförmigen Übergangszellen als „Basalstück" in Bogenradien mit kurzem Pennulum (vier bis fünf Zellen, bescheidene Wimpern) und stark verlängertem Basalstück mit dorsaler Krempe über. Differenzierungszellen (mit ein bis zwei unauffälligen Höckern als Widerlager) treten erst in der Grenzregion gegen die Zone III*b* auf. Ventrale Zähne fehlen noch. Die Proximalradien dieser Region sind gebogen und verdienen ihren Namen (die Distalradien sind gestreckt); nur der proximalste Teil der Basallamelle beim Ansatz am Ramus ist von dorsal sichtbar; Torsionen sind am Proximalradius der Zone III*a* keine vorhanden.

In der Zone III*b* liegen die eigentlichen Haken- und Bogenradien. Diese sind wie die Radien des Verhakungsfeldes von Juvenilfedern (Zone J II) dreiteilig. Das Pennulum und die Differenzierungszone zusammen sind bei den typischen Vertretern dieser Zone (Fig. 27G, H) der Adultfeder deutlich länger als das Basalstück, das kurz und massiv gebaut ist (geringer Ramusabstand bei männlichen Adultfedern !).

Die längsten Radien dieser Zone finden wir in der Ramusmitte, und zwar vor allem im basaleren Fahnenteil (Fig. 27E, F), wo der Einfluss einer Umdetermination vom Hakenradius zum Dunenradius hin allmählich sichtbar wird: die acht bis neun (also relativ zahlreichen) Pennulumzellen sind schlank und röhrenförmig, ohne auffallende Wimpern; nur die distalsten Zellen tragen kurze distale Fortsätze. Die Differenzierungszone hat bei diesen langen Hakenradien nur ein bis zwei Wimperzellen (gegenüber vier oder fünf bei andern Hakenradien der Zone III*b*) gebildet, und die zwei bis drei Hamuli sind lang aber relativ schwach. Ein spitzer, anliegender ventraler Zahn schliesst diese Radiuszone gegen das

Basalstück ab, das schlanker und weniger massiv erscheint als beim „normalen" Distalradius des adulten Verhakungsfeldes.

Zonentypische Hakenradien (Fig. 27G, H) haben vier bis fünf Pennulumzellen (P_1—P_5) mit von der Radiusspitze an asymmetrischem, längerem, distalem, ventralem Fortsatz. Anschliessend folgen vier bis fünf Wimperzellen (W_1—W_5), deren Wimpern von radiusdistal gegen radiusproximal länger, abstehender und kräftiger werden. Dies steht im Gegensatz zu den Pennulumzellen mit langen Wimpern (z. B. bei Samtradien oder Proximalradien der Zone II*c*), wo die Wimpern von radiusdistal gegen radiusproximal graduell kleiner werden und der Radiusachse mehr anliegen. Dieser Unterschied im „Differenzierungsgefälle" ist ein Hinweis mehr dafür, die Wimperzellen W_1—W_5 zur Differenzierungszone zu zählen, auch wenn eine Grenzziehung zwischen der proximalsten Pennulum- und der distalsten Wimperzelle schwierig bleibt. Wichtiger als absolute Grenzlinien zu suchen ist es, wie ich hier nochmals betonen möchte, bei Radien mit derart graduellen Übergängen von Zelle zu Zelle, innerhalb von Zellgruppen solche, die durch maximale Ausbildung auffallen (wie z. B. Hamuluszellen) herauszugreifen und von diesen „nach beiden Seiten" (in den Radien sind die Zellen linear angeordnet) nach dem Differenzierungsgefälle (Abklingen einer Zellform, Auftreten von Vorstufen einer neuen charakteristischen Zellform) eine Abgrenzung zu suchen. Die bisherige, vereinfachende Nomenklatur (Pennulum, Basalstück, Total-, Distalmodifikation) ist häufig zu starr, sie berücksichtigt die dynamischen Verhältnisse (Formveränderungen von Zelle zu Zelle) zu wenig. Becker (1959) hat bereits mit der Schaffung des Begriffes ihrer „Differenzierungszellen" bei den einfachsten Radien des *Megapodius*-Erstlingskleides („Radiengrundform") die Nomenklatur verbessert.

Die Hamuli der adulten Hakenradien dieser Zone sind deutlich länger als bei Juvenilfedern, sind aber nicht zahlreicher vorhanden. Der Zellkörper von Hamuluszellen ist bei Juvenil- und Adultfedern verkürzt (Materialmenge ? Versteifung dieser Zone ?).

Der ventrale Zahn ist gelegentlich bei adulten Radien (Fig. 27H) kräftiger, abstehender und länger als bei Radien der Juvenilfeder; im Durchschnitt sind die ventralen Zähne in beiden Generationen eher schwach entwickelt.

Die Proximalradien der Zone III*b* sind charakteristische Bogenradien (Fig. 28) mit kurzem Pennulum, einer Differenzierungszone von ähnlicher Ausdehnung wie bei Juvenilradien (bis vier Zellen mit je einem Widerlager und einem ventralen Zahn) und kräftiger Basallamelle mit dorsaler Krempe. Einzelne Widerlager von adulten Bogenradien sind noch ausgeprägter als dies bei den juvenilen Proximalradien der Verhakungszone der Fall ist als recht spitze Widerhaken (Fig. 28A) ausgebildet.

Interessant ist, dass die Bogenradien der Zone III*b* bei einer Betrachtung von dorsal her die Breitseite ihrer Basallamelle in Schrägansicht, also etwas

verkürzt zeigen. Die Proximalradien haben an ihrer Basis eine partielle Torsion (vgl. Distalradien der Zone III*a*), die den Distalradien hier fehlt. Schon bei Juvenilfedern zeigen die Bogenradien in der Zone T_2 eine Torsion. Proximal- und Distalradien der Zone III*b* sind stark pigmentiert.

In Schaftnähe, in der Zone III*c* treten (wie bei den Juvenilfedern) Radien auf mit einer geringern Pennulumzellenzahl. Besonders markant ist dagegen die Differenzierungszone der Hakenradien entwickelt (Fig. 27 I, K): einer einzigen Pennulumzelle stehen fünf Wimperzellen, drei Hamuluszellen und eine Zelle mit ventralem Zahn gegenüber. Das Basalstück ist trotz der Reduktion des Pennulums auch hier in Schaftnähe kürzer als die beiden distalen Radienabschnitte zusammen.

In der Zone IV, wo im Fahnenteil der FD-Rami nur Radien ohne Differenzierungszone mit Verhakungsstruk-

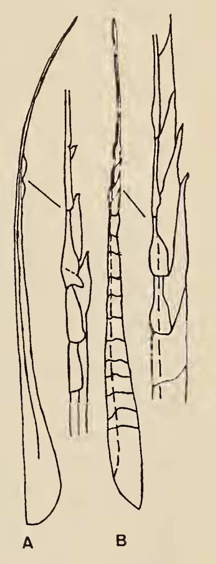




FIG. 28.

Adulte, männliche Proximalradien, basaler Fahnenteil, basales Ramusdrittel (Vorderer Rücken).
A = Zone III*b* B = Zone III*c*

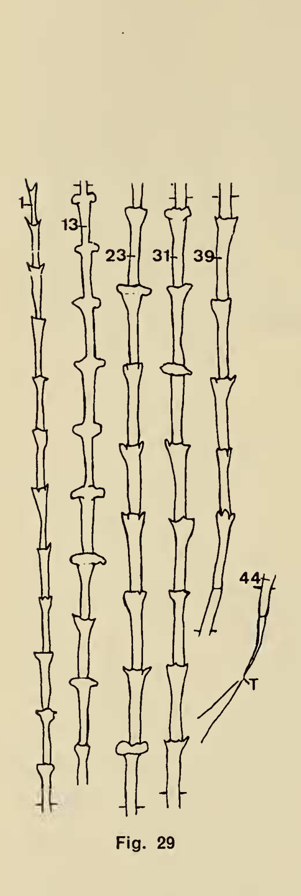
turen gefunden werden, bestehen die Proximal- und die Distalradien (ähnlich wie bei Samtradien) vorwiegend aus Pennulumzellen (Fig. 26D).

Der Übergangscharakter auch dieser Radien der äussersten Ramusspitze ist deutlich: die distalsten drei Zellen haben noch Merkmale von Pennulumzellen mit Samtstruktur: der ventrale, distale Zellfortsatz ist sehr stark verlängert und abstehend. Gleichzeitig sind aber Andeutungen in Richtung Pennulumzellen eines Dunenradius feststellbar: ein dorsaler Zellfortsatz tritt auf, ist noch klein, wird aber bis zur fünften Zelle länger und abstehender; radiusproximaler dann wieder kürzer und anliegender. Bei den Zellen 4—6 sind beide distale Fortsätze relativ lang, doch nicht gleich lang, wie es für die distalsten Zellen von proximaler am Ramus und an der Feder stehenden Dunenradien der Fall ist. Nur eine Zelle (Z_8) des in Figur 26D skizzierten Radius trägt keine Fortsätze, ist röhrenförmig und verbindet den Radius mit dem Ramusschaft.

Proximaler am Ramus und an der Feder nimmt die Zahl der röhrenförmigen Zellen zu und wir haben Verhältnisse, wie sie für die Übergangszone der Juvenilfeder beschrieben wurden.

Figur 29 zeigt einen Dunenradius der Zone V. Wir treffen gegenüber der Juvenilfeder keine neuen Elemente an. Beide Nodustypen ragen seitlich etwas stärker heraus als bei juvenilen Radien. Diese Steigerung in der Differenzierungs-

höhe bleibt aber gering, z. B. viel geringer als diejenige, die von Becker (1959) sowohl innerhalb eines Einzelradius der Erstlingsfeder von *Megapodius* als auch zwischen entsprechenden Dunenzellen der drei Federgenerationen (Erstlings-, Juvenil-, Adultgeneration) angetroffen wurde.



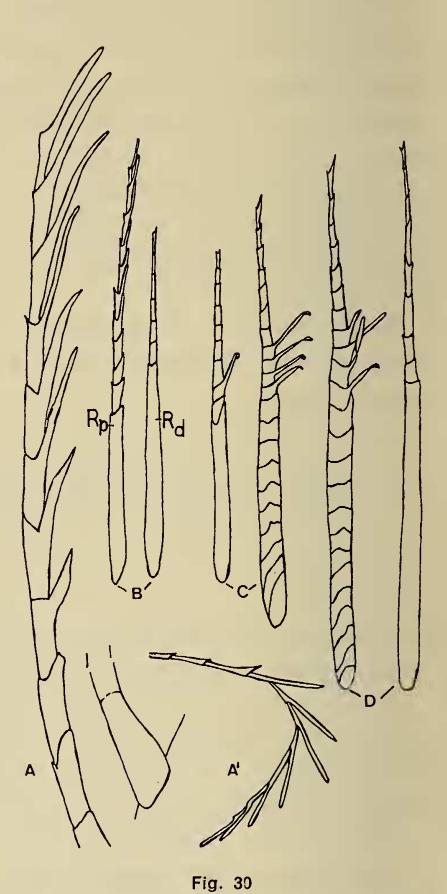


Fig. 29.

Dunenradius einer männlichen Adultfeder (Vorderer Rücken).
Proximales Ramusdrittel im basalsten Dunenteil, R_d.

Fig. 30.

Adulte, weibliche Radien mit Samt- und Schillerstruktur
(Vorderer Rücken).

A = Zone W I, R_d = R_p, Samtstruktur
A' = Zone W IV, von der Federmitte an hangen die distalsten Proximalradien herunter.
B = Zone W II*a*, R_p = Spiessradius, R_d = Schillerradius.
C = Zone W III*a*, 2 Distalradien (Schiller-/Hakenradien).
D = Zone W II*b*, Ramusmitte, Übergang zu Haken- und Bogenradien.

2.3. *Die Radien der weiblichen Adultfeder* (Zoneneinteilung s. Fig. 11C).

Die Radienanalyse von weiblichen Adultfedern, die das unscheinbare, kryptische Gefieder bilden, ergibt gegenüber Radien von Federn des auffallenden, semantischen, männlichen Adultgefieders erstaunlich geringe Unterschiede. Es kommen keine neuen Zellformen oder prinzipiell anders gebaute Radientypen vor als beim männlichen Adultgefieder. Schiller- und Samtradien finden wir lokal begrenzt auch beim weiblichen Geschlecht. Graduelle Unterschiede gegenüber männlichen Radien mit optischer Struktur sind freilich zahlreich. Für Radien mit Verhakungsstrukturen im nicht sichtbaren Teil der Konturfeder können keine Differenzen zwischen den Geschlechtern nachgewiesen werden. Für den ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus in der äusseren Erscheinung der Adulttiere von *Phasianus colchicus L.* ist der distalste Federteil verantwortlich, und dort fallen besonders folgende Unterschiede auf: im weiblichen Geschlecht sind selten die Distal- und die Proximalradien gleichzeitig („beidseitig") zu Schillerradien modifiziert; häufig liegt die Torsion distaler am Radius als bei männlichen Radien; die Torsion kann nur partiell, d. h. weniger ausgeprägt ausfallen (Schräg-, nicht Seitenansicht der Zellen); der Radius als Ganzes ist beim weiblichen Geschlecht meist gekrümmter und steht in einem grösseren Winkel vom Ramusschaft ab, so dass die Ramusfahne locker wird und sich die Schillerradien nicht oder nur im distalen Radiusabschnitt berühren (für die effektive Radiendichte gelten die gleichen Gesetze wie für die effektive Ramusdichte); ferner wird in weibliche Radien meist weniger Pigment eingelagert als in männliche Adultradien.

Im Fahnenteil der in Figur 11C skizzierten weiblichen Feder aus dem Gebiet des Vorderen Rückens bleiben vom braunschwarzen Bogenflecken der Juvenilfeder drei bis vier „Fragmente" erhalten, die von einer braunroten Zone (W III*b*) eingefasst werden. In den andern Teilen der Fahne herrscht zimmtbraune Färbung vor mit mattem Glanz federdistal der Verhakungszone (im Sichtbarkeitsbereich). Grau erscheinen die schmale Randzone W I und die kleinen Flecken, welche innerhalb von W II*b* die Zone W II*c* bilden.

Für die nur unscharf abgrenzbaren Zonen der weiblichen Adultfeder sind charakteristisch:

Zone W I. Distal- und Proximalradien sind wie in der Zone I*a* des männlichen Adultgefieders zu Samtradien modifiziert (Fig. 30A) und bestehen wie diese vorwiegend aus Pennulumzellen (gleiche Anzahl), deren distaler (ventraler) Fortsatz bei den distalsten Rami etwas schlanker ist, als bei Radien entsprechender Lage im männlichen Geschlecht. Proximaler liegende männliche Rami zeigen identische Zellformen. Es handelt sich also um geringe Unterschiede, wie sie zwischen den verschiedenen Rami derselben Feder vorkommen. Weibliche Samtradien sind graubraun pigmentiert, nie tiefschwarz wie z. B. Radien des

Endfleckens der männlichen Adultfeder. Der Winkel, in dem männliche und weibliche Samtradien von der Ramusachse abstehen, ist ähnlich spitz: benachbarte Radien berühren sich wegen des geringen effektiven Abstandes. Die Radien sind gestreckt und haben keine Torsion.

Zone W II*a*. Die Distal- und Proximalradien sind hier verschieden gestaltet (Fig. 30B). Die Distalradien dürfen trotz der „Schiller erzeugenden" Zellen nicht als echte Schillerradien angesehen werden: es fehlt ihnen die Torsion (vgl. Vorstufenradien der Juvenilfeder) und sie zeigen bei einer Betrachtung von dorsal her ihre Schmalseite. Die Radien sind ferner leicht gekrümmt, berühren sich nicht und erzeugen keine schillernde Fläche. Die Proximalradien dieser Zone sind ebenfalls leicht gekrümmte Spiessradien, tragen aber in ihrem distalen Abschnitt Pennulumzellen mit schlanken Fortsätzen, röhrenförmige Übergangszellen in der Radiusmitte und abgeflachte Basalstückzellen in ihrem proximalsten Teil.

Zone W II*b*. Die Distalradien sind in dieser Zone Schillerradien. Ramusdistaler innerhalb von W II*b* sind die Radien nicht unmittelbar an ihrer Basis tordiert, erst ramusproximaler zeigen die Distalradien graduell immer mehr ihre ganze Breitseite, die Torsion „wandert" gegen die Radiusbasis zu. Gleichzeitig werden die Radien gestreckter, der Schillereffekt des einzelnen Radius nimmt zu. Als Ganzes bleibt aber die Wirkung dieser weiblichen Schillerradien gering, trotzdem sie morphologisch auf gleicher Stufe stehen wie die männlichen Schillerradien. Zwischen zwei benachbarten weiblichen Schillerradien bleibt jeweils ein Zwischenraum frei, da in diesem ramusproximaleren Gebiet der Feder der Winkel Radius/Ramusschaft schon relativ gross ist und damit auch der effektive Abstand zwischen den Radien.

Auch gegen federdistal und -proximal bleiben diese Schillerradien isoliert: sie grenzen, weil die Distalradien hier beträchtlich kürzer sind als die nicht schillernden Proximalradien nicht unmittelbar an die benachbarte distale Ramusfahnenhälfte, sondern an den basalen Teil der Proximalradien (mit Zwischenräumen zwischen ihren Basalstücken).

Die Proximalradien dieses ramusproximaleren Teiles der Zone W II*b* sind lange, gebogene Spiessradien ohne Zellen mit optischer Struktur oder Torsion. Sie zeigen dem Betrachter ihre Schmalseite und stehen in relativ grossem Winkel vom Ramusschaft ab. Ihre distalsten Zellen sind Pennulumzellen mit kurzen Wimpern. Ramusdistaler innerhalb der Zone W II*b* finden wir Proximalradien, die sich an dieser Stelle kaum von den Distalradien unterscheiden: die distalsten Zellen haben keine Fortsätze, es sind schillererzeugende Zellen; in der Radiusmitte liegt eine ganze oder wenigstens partielle Torsion und die proximalsten Zellen sind normale Basalstückzellen. Diese Proximalradien mit optischer Struktur sind gekrümmt und berühren sich nur in ihrem distalen, schillernden Teil. Die schillernden Teile von Proximal- und Distalradien berühren sich hier in der Mitte

zwischen beiden Ramusschäften, es entsteht aber keine grössere schillernde Fläche wie dies für männliche Adultfedern charakteristisch ist, wo sich erstens die benachbarten Schillerradien desselben Ramus häufig fast in ihrer ganzen Länge berühren oder gar überdecken, zweitens die schillernden Ramusfahnenhälften federproximal- und -distal aneinander grenzen und drittens in einzelnen Zonen (II*a*, II*b*) Distal- und Proximalradien ganz zu Schillerradien modifiziert sind.

Zone W II*c*. In den kleinen, wenig auffallenden grauen Flecken (innerhalb der Zone W II*b*) stehen interessanterweise die Proximal- und Distalradien in sehr spitzem Winkel ab (z. T. liegen die Radien direkt dem Ramusschaft an). Der Winkel ist spitzer als distaler oder proximaler am Ramus (das regelmässige Grösserwerden des Winkels von ramusdistal gegen -proximal wird unterbrochen); gleichzeitig wird die Pigmentierung der Radien stärker, die Proximal- und Distalradien sind an ihrer Basis tordiert, trotzdem beim Proximalradius nicht immer Schiller erzeugende Zellen gebildet werden, sondern z. T. noch Pennulumzellen mit distalem Fortsatz. Im männlichen Adultgefieder der Zone II*a* finden wir diese Merkmale noch gesteigert (auch die Proximalradien sind dort ganz zu Schillerradien modifiziert; mehr Pigment wird eingelagert). Diese grauen Flecken verstärken den Eindruck, dass die Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Adultgefieder nur gradueller Art sind, auch wenn das „Prachtskleid" des Männchens und das unscheinbare weibliche Gefieder sehr verschieden aussehen.

Zone W III*a*. Die Distalradien sind Übergangsformen mit Merkmalen des Schiller- und des Hakenradius (Fig. 30C). Die drei Teile des fertig differenzierten Hakenradius werden von ramusdistal gegen -proximal deutlicher erkennbar. Die Hamuluszahl wächst von eins auf vier an, Wimpern und ventrale Zähne sind in der Differenzierungszone nicht entwickelt, höchstens ein ventraler Zahn wird angedeutet. Das „Pennulum" verdient seinen Namen immer besser: die Zellen werden allmählich röhrenförmiger und vor allem die distalsten zwei bis drei tragen einen schlanken, distalen, ventralen Fortsatz. Diese distalsten Zellen brechen leicht ab und der Schillerradiuscharakter wird dadurch erhöht. Eine Torsion im Basalstück, die freilich gegen ramusproximal immer partieller wird, bis die Radien nur noch ihre Schmalseite zeigen, betont ebenfalls den Schillerradiuscharakter. Die Distalradien der Zone W III*a* sind als Ganzes gestreckt, stehen in relativ grossem Winkel vom Ramusschaft ab, benachbarte Radien berühren sich nicht.

Die Proximalradien lassen noch keine Differenzierungszone erkennen, es treten weder ventrale Zähne noch Widerlager auf; die distaleren, schlanken, röhrenförmigen Zellen bilden ein Pennulum. Wegen der Krümmung der Proximalradien (= Bogenradien) berühren sich die Pennula benachbarter Radien. Das Basalstück hat eine dorsale Krempe und weist keine Torsion auf.

Zone W III*b*. Die Distalradien sind Hakenradien ohne Torsion. In der Ramusmitte besteht das Pennulum (Fig. 30D) z. B. aus sieben Zellen,

die Differenzierungszone aus fünf Zellen (drei bis vier davon tragen einen Hamulus, eine einzige hat einen ventralen Zahn und es wird höchstens eine distalste Zelle mit Wimper angetroffen) und auf das Basalstück entfallen die Hälfte der Radienzellen. Dieses ist nicht ganz so lang wie Pennulum und Differenzierungszone zusammen (d. h. ähnliche Verhältnisse wie bei der männlichen Adultfeder). Gegen ramusproximal verringert sich innerhalb dieser Zone die Anzahl Pennulumzellen und wie es für die männlichen Adultradien beschrieben wurde, vermehrt sich die Anzahl Wimperzellen im distalen Abschnitt der Differenzierungszone.

Die Proximalradien sind dreiteilige Bogenradien (die Differenzierungszone trägt erst im ramusproximaleren Teil dieser Zone gut ausgebildete Widerlager und ventrale Zähne), deren Basalstück durch eine partielle Torsion dem Betrachter zugewendet wird. Durch die Krümmung der Radien berühren sich die distalen Abschnitte des Basalstückes benachbarter Radien (desselben Ramus) und es entsteht in der Zone W II*b* eine deutlich braunrote und in der Zone W II*b*' eine schwarzbraune Fläche. Diese tordierten Proximalradien der Verhakungszone sind massgebend an der Entstehung der Federzeichnung (s. Fig. 11C) beteiligt, da die Hakenradien dem Betrachter in diesem schaftnäheren Federteil ihre Schmalseite zuwenden (Hamuli gegen ventral gerichtet). Zur Erzeugung von Schiller ist diese durch die Basalstücke der Bogenradien gebildete Fläche weniger geeignet: sie liegt, wenn die Feder von dorsal betrachtet wird, unter den Hakenradien dieser Region, also „eine Ebene zu tief"; es entsteht höchstens ein matter Schimmer. Interessant ist, dass ausserhalb der Verhakungszone und noch im distalsten Teil derselben (Zone III*a* beim männlichen, W III*a* beim weiblichen Gefieder) vorwiegend die Distalradien, die dem Betrachter näher, also in der „oberen Ebene" liegen, zu Schillerradien modifiziert werden. Erst im nicht sichtbaren Teil der Feder werden die Proximalradien zum Hauptträger der Zeichnung. (Andeutungen dieser Verhältnisse finden wir bereits bei der Juvenilfeder: Zonen T_1 und T_2 der Fig. 11B).

Zone W III*c*. Wie bei den männlichen Adultfedern wird das Pennulum in Schaftnähe bei Distal- und Proximalradien noch weiter reduziert als innerhalb der Zone W III*b*. Die Differenzierungszone wird verstärkt. Weder Distal- noch Proximalradien zeigen eine Torsion. Die Zone W III*c* ist meist schwächer pigmentiert, doch ist, wie wir bei Juvenilfedern gesehen haben, das Auftreten einer Torsion nicht an das Einlagern vom Pigment gebunden. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass die Torsionsverhältnisse auch nicht von der Farbe des Pigmentes abhängen: zwischen braunrot und braunschwarz pigmentierten Radien der Zonen W II*b* und W II*b*' sind keine Unterschiede in der Torsion zu verzeichnen, ebenso wenig wie zwischen kupferroten und tiefschwarzen Schillerradien von männlichen Adultfedern (Zonen II*a*, *b*). Es kann zusammenfassend gesagt werden, dass im Federteil ausserhalb der Verhakungszone vorwiegend die Distalradien, innerhalb der Verhakungszone hauptsächlich die

Proximalradien tordierte Radien oder Radienabschnitte aufweisen. Stark pigmentierte Distalradien der Zone W III*b* sind zum Beispiel nicht tordiert, ebensowenig wie die Radien des distalsten (Samtradien; Spiessradien der Übergangszone) und proximalsten Ramusabschnittes (III*c*, W III*c*).

Zonen IV und V. Die Radien dieser Zonen, Übergangsradien und Dunenradien, zeigen die gleichen Strukturen wie sie für die männliche Adultfeder beschrieben wurden. Der Geschlechtsdimorphismus im adulten Gefieder wird, wie bereits gesagt wurde, ausschliesslich durch graduelle Unterschiede in den distaleren Federabschnitten hervorgerufen.

3. *Zusammenfassender Vergleich der Radien von Juvenilfeder, weiblicher und männlicher Adultfeder*

(Überblick über die Radientypen und über die Torsionsverhältnisse; vgl. Fig. 11)

3.1. *Die Radien der geschlossenen Fahnenfläche.*

a) Ausserhalb Verhakungszone
Radien mit Samtstruktur:

Rp = Proximalradien
Rd = Distalradien
Winkel = Winkel Radius/Ramusschaft

Juvenilfeder	weibliche Adultfeder	männliche Adultfeder
Keine Samtradien. (In J I *Vorstufen*-Radien mit betontem Pennulum, hpts. bei Rp Zellen mit asymmetrischem, distalem Fortsatz; keine Torsion. Radien im zuerst gebildeten, distalen Federteil in grossem Winkel abstehend).	W I: Samtradien wie für die männliche Adultfeder beschrieben. Pennulumzellen schlanker und weniger pigmentiert als im männlichen Gefieder. Rd = Rp; Radius nur aus Pennulum bestehend; keine Torsion; Winkel spitz; Radien gestreckt.	I*a*: Reflexionsverhindernde Pennulumzellen mit stark verlängertem ventralem Fortsatz; Radien gegen Betrachter aufgerichtet. Rd = Rp; übrige Merkmale wie weibliche Adultfeder. I*b*: Pennulumzellen schlanker als in I*a*. Nur Rp mit Samtstruktur. Rd: Schillerradien wie in II*a* beschrieben.

Radien mit Schillerstruktur:

Juvenilfeder	weibliche Adultfeder	männliche Adultfeder
Keine Schillerradien. (In J I Vorstufen-Radien: Zellen ähnlich wie im Basalstück; Rd mit Torsion an der Basis in Zone T_1; Rp ohne Torsion.)	(In W II*a* Rd als Vorstufen von Schillerradien; s. unten.) W II*b*: Rd ≠ Rp; Rd mit gegen ramusproximal zunehmendem Charakter von Schillerradien: Torsion tritt auf und wandert von der Radiusmitte zur Basis. Winkel gross, Radien gestreckt, benachbarte Radien berühren sich nicht. Rp nur im ramusdistaleren Teil von W II*b* mit Torsion in der Radiusmitte und distalen, Schiller erzeugenden Zellen; proximaler am Ramus ohne optische Struktur. W II*c*: Rd als Schillerradien; Rp als Spiessradien; Rd und Rp an der Basis tordiert; Winkel sehr spitz; stärker pigmentiert (graue Flekken).	II*a*: schwarze Schillerradien aus „Basalstückzellen"; mit Torsion an der Basis; Rd = Rp; Winkel spitz; benachbarte Radien berühren sich oder überdecken sich; Radien gestreckt. II*b*: kupferrote Schillerradien; Rd = Rp; ferner Merkmale wie bei II*a*. II*c*: Rd ≠ Rp; Rd: rostrote Schillerradien mit Torsion an der Basis; distalste Zellen können Pennulumcharakter annehmen. Winkel spitz; benachbarte Radien berühren sich; Radien gestreckt. Rp: von ramusdistal gegen ramusproximal abnehmender Schillerradiuscharakter: Torsion wandert von der Basis zur Mitte des Radius und fehlt später ganz. Gleichzeitig werden die distalsten Zellen zu Pennulumzellen mit Fortsatz. Radien gekrümmt. Schiller zunehmend nur noch von Rd erzeugt.

Radien ohne optische Strukturen (ausserhalb der Verhakungszone):

Juvenilfeder	weibliche Adultfeder	männliche Adultfeder
J I: Vorstufen-Radien: ein Zelltyp wird graduell abgewandelt: Einheitlichkeit des Radius. Ramusproximaler in J I: Übergangsradien aus zwei Radienabschnitten, aus Pennulum und Basalstück. (In Zone T_1 Schillerradienvorstufe für Rd, siehe oben).	W II*a*: Rd ≠ Rp. Rd: Zellen wie Schillerradius, aber keine Torsion; leicht gekrümmt; benachbarte Radien berühren sich nicht. Rp: Übergangsradien: Pennulumzellen mit distalem Fortsatz, röhrenförmige Zellen und abgeflachte Basalstückzellen. Keine Differenzierungszone. W II*b*: Rp im ramusproximaleren Teil Übergangsradien ohne opt. Struktur (siehe oben).	II*c*: Nur die Proximalradien dieser Zone verlieren ihre optischen Strukturen graduell; die Distalradien sind wie in den Zonen I*b* und II*a*, *b* ganz zu Schillerradien modifiziert.

b) Innerhalb der Verhakungszone

Optische und Verhakungsstrukturen kombiniert:

Juvenilfeder	weibliche Adultfeder	männliche Adultfeder
	W III*a*: Rd ≠ Rp Rd: Übergangsradien mit Schiller- und Verhakungsstruktur. Verlust des Schillerradiuscharakters gegen ramusproximal: Torsion an der Basis wird partiell und verschwindet; leicht abbrechende Pennulumzellen treten auf, ebenso eine Differenzierungszone mit 1—4 Hamuli. Winkel gross, benachbarte Radien berühren sich nicht; Radien gestreckt. Rp: zweiteilig, noch ohne Differenzierungszone; gekrümmt, d. h. Bogenradien; ohne Torsion; mit dorsaler Krempe im Basalstück.	III*a*: Rd ≠ Rp Rd: Übergangsformen vom Schiller- zum Hakenradius wie beim weiblichen Gefieder. Rp: Differenzierungszone noch schwach entwickelt; Bogenradien ohne Torsion, aber mit dorsaler Krempe wie beim weiblichen Geschlecht.

Verhakungsstrukturen:

Juvenilfeder	weibliche Adultfeder	männliche Adultfeder
J II: Radien aus Pennulum, Differenzierungszone und Basalstück bestehend: Haken- und Bogenradien. Basalstück relativ lang, Pennulum relativ kurz (Hamuli oder Widerlager: 3—4). Rd ohne Torsion; Rp mit partieller Torsion des Basalstücks in Zone T_2. In Schaftnähe Reduktion des Pennulums, 2—4 verstärke Wimpern in der Differenzierungszone von Rd.	W III*b* *(c)*: Dreiteilige Radien wie bei der Juvenilfeder. Basalstück kürzer als Pennulum und Differenzierungszone zusammen (3—4 Hamuli oder Widerlager), Hamuli länger als bei Juvenilfeder. Rd ohne Torsion; Rp mit partieller Torsion des Basalstückes. Schaftnähe: Pennulum reduziert, vermehrt Zellen (4—5) mit verstärkten Wimpern bei Rd; auch Rp ohne Torsion in Schaftnähe.	III*b* *(c)*: Radienformen und Proportionen der Radienteile wie bei der weiblichen Adultfeder (ebenfalls 3—4 Hamuli usw.)

3.2. *Radien der Übergangszone und des Dunenteiles.*

Juvenilfeder	weibliche Adultfeder	männliche Adultfeder
J III: Viele Übergangsradien, ferner Dunenradien. Zwei Zelltypen dominieren: röhrenförmige, schlanke Zellen (zunächst Pennulumcharakter), die Dunencharakter annehmen, wenn das distale Zellende zum Nodus verdickt wird. Zwei Nodustypen. Gelegentlich Aufblähung in der Zellmitte, im Internodium. Proximale Zellen des Radius (Rd und Rp) sind Basalstückzellen; Basalstück bei Übergangsradien („Spiessradien") ohne Torsion, im Querschnitt U-förmig, bei Dunenradien mit mindestens einer Torsion und im Querschnitt gestreckt.	W IV: Übergangsradien (Spiessradien). W V: Dunenradien. Ausbildung wie im männlichen Geschlecht.	IV: Distale Fahne der FD-Rami wie juvenile Spiessradien (= Übergangsradien). Pennula benachbarter Radien berühren sich. V: Dunenradien ohne Differenzierungszone. Gleiche Zell- und Nodustypen wie bei der Juvenilfeder; keine Blähungen im Internodium. Nodi etwas verstärkt: sie ragen seitlich weiter heraus.

IV. NOTIZEN ZUR JUVENILEN KLEINGEFIEDERMAUSER UND RUPFVERSUCHE

Die Arbeiten, welche sich mit der Mauser der Hühnervögel im Allgemeinen oder von *Phasianus colchicus L.* im Speziellen befassen (erwähnt seien in erster Linie HEINROTH, 1924-1928; WESTERSKOV, 1957; STRESEMANN, 1965) geben über die Jugendmauser des Kleingefieders nur wenig Auskunft. Ausführlicher untersucht wurden dagegen die Mauserverhältnisse von Hand- und Armschwingen, sowie der Steuerfedern. Die relativ geringe Anzahl grosser Federn und ihre übersichtliche, lineare Anordnung erleichtern das Erfassen der Grossgefiedermauser. Schwieriger liegen die Verhältnisse beim Kleingefieder: eine grosse Anzahl kleiner, gleichartiger Federn bedeckt ganze Fluren. Nur das Aufziehen von Jungtieren (das Studium von Bälgen genügt nicht) und das Markieren von Federn (z. B. pro Federgeneration eine Farbe) bringt Klarheit in die dynamischen Vorgänge der juvenilen Kleingefiedermauser, wo sich, wie schon HEINROTH (1924-1928) bemerkte „beim heranwachsenden Vogel ein Gemisch von Blutkielen feststellen lässt, die sowohl dem ersten wie dem zweiten Kleid (Anmerkung: d. h. dem Juvenil- und Adultkleid) angehören. Es schieben sich also noch neue

Erstlingsfedern (lies: Juvenilfedern) nach, während die ersten schon gewechselt werden.“

Eine eingehende Untersuchung der juvenilen Kleingefiedermauser von *Phasianus colchicus L.* würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Es soll hier erstens beantwortet werden, wann in den wichtigsten Körperregionen die Nestlingsdunen von den Juvenilfedern abgelöst und wann diese ihrerseits von den Adultfedern abgestossen werden. Zweitens wird auf das Vorkommen einer Zwischengeneration von Federn (vgl. Tabelle 5, Kapitel III, 2) in der Brustregion von *Phasianus colchicus L.* hingewiesen, was bis heute unbeachtet blieb.

1. Erstes Auftreten von Juvenil- und Adultfedern

Die Zahlenangaben der Tabelle 15 sind Einzelwerte und unterliegen grösseren Schwankungen (verschiedene Jahreszeiten bei Jungvögeln aus frühen und späten Gelegen, Art der Gefangenhaltung und Ernährung). Wesentlich sind aber folgende Punkte:

TABELLE 15

Erstes Auftreten von Juvenil- und Adultfedern in einigen Körperregionen von Phasianus colchicus L.

Körperregion	Erste Juvenilfedern entfalten ihre Fahne	Nestlingsdunen werden noch abgestossen	Erste Adultfedern entfalten ihre Fahne
Scheitel	Ende der 4. Woche einzelne Tiere erst 6. W.	7. W.	11. W. Wenige Einzelfedern ab 8. W.
Hals (dorsal, Mitte)	4. W. cranialer 5. W. caudaler 3. W.	11. W.	12. W. (Halsseite erst 15. W.)
Vorderer Rücken	Anfang 3. W.	11. W.	7./8. W.
Rückenmitte	4. W.	11. W.	10. W.
Rücken hinten	4. W.	—	11. W.
Schulter	2. W. (9.—12. T.)	9. W.	Ende 7. W.
Brust	2. W. (9.—12. T.)	8. W. Zwischengeneration ab 6. W.	12. W. (B II) 16. W. (C)
Bauch	4. W.	—	10. W.
Schenkel	5. W.	15. W.	11. W.

1. Die Juvenilfedern erscheinen nicht in allen Körperregionen gleichzeitig. Zuerst wachsen sie in der Brust- und in der Schulterregion heran, etwas später im Gebiete des Vorderen Rückens und des Halsansatzes.

2. Es erscheinen nicht alle Juvenilfedern einer Körperregion gleichzeitig: im Gebiete des Vorderen Rückens entstehen z. B. bis in die 11. Woche hinein Blutkiele mit Juvenilfedern, welche Nestlingsdunen abstossen. Seit der 7. Woche entstehen aber in der gleichen Region bereits Adultfedern.

3. Es gibt kein einheitliches „Juvenilkleid", das nur aus Juvenilfedern besteht. Gleichzeitig werden nebeneinander Nestlingsdunen, Juvenil- und Adultfedern getragen. Vor dem 9. Tag (abgesehen von den Tectrices maiores des Flügels) und nach der zwanzigsten Woche sind normalerweise keine juvenilen Konturfedern anzutreffen.

2. *Zum Verlauf der Juvenilmauser*

Das Juvenilgefieder wächst zuerst in wenigen Bezirken (= Mauserzentren) heran. Am 9. postembryonalen Tag fallen die an ihrer Spitze noch Nestlingsdunen tragenden Blutkiele von Juvenilfedern in folgenden Körperregionen (vom Flügel wird nur der Schulterfittich berücksichtigt) auf: Halsansatz vorn (Fig. 31A, B), Schulteransatz (zwölf Blutkiele, in trapezförmigem Bezirk sehr eng aneinanderliegend), Vorderer Rücken und Hinterer Rücken (Fig. 31C).

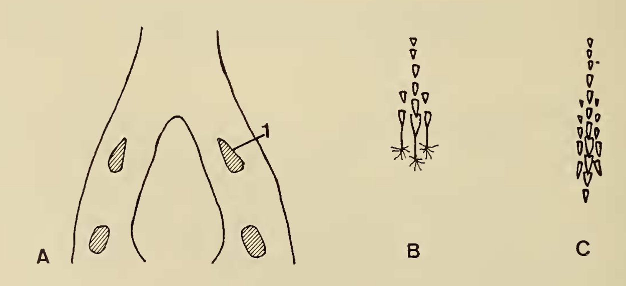


Fig. 31.

Mauserzentren am 9. Tag.

A = Regionen mit Blutkielen von Juvenilfedern.
B = Blutkiele von Mauserzentrum 1 aus Figur 31 A, die Nestlingsdunen sind ausser bei 3 Kielen weggelassen.
C = Mauserzentrum in der Mittellinie des Hinteren Rückens. (Nestlingsdunen weggelassen).

An diese Mauserzentren reihen sich zentrifugal fortschreitend neue Blutkiele von Juvenilfedern. Die zentrumnahen Federn tragen frühjuvenilen Charakter, die entfernter liegenden, später entstehenden Federn sind bereits höher differen-

ziert („spätjuvenil"). Bevor eine solche „Mauserwelle" den Flurrand erreicht hat, wachsen häufig im Zentrum bereits die Adultfedern und stossen die Juvenilfedern ab: eine zweite Mauserwelle beginnt, noch während die erste Welle weiterläuft. Es entstehen für das Juvenilgefieder einer Region Verhältnisse, wie sie in Figur 32

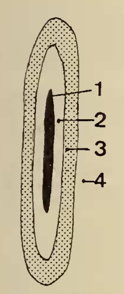


FIG. 32.

Mauserwellen im Gebiet des Hinteren Rückens, 66. Tag.

1 = Generation B, adult (höchst differenziert, zur Zeit als Blutkiele).
2 = Generation A I (frühjuvenil, niedrigste Differenzierungsstufe).
3 = Generation A II (spätjuvenil, mittlere Differenzierungshöhe).
4 = Nestlingsdunen am Rande der Flur.

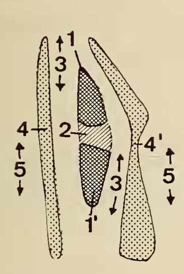


FIG. 33.

Linke Brustflur am 34. Tag (männlich). Erklärungen im Text.

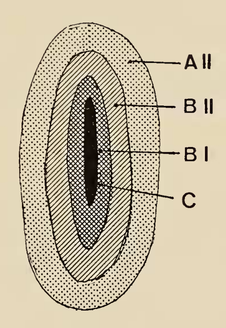


FIG. 34.

Mauserwellen in der Brustregion am 110. Tag. Erklärungen im Text.

am Beispiel des Hinteren Rückens veranschaulicht werden. Es können in ein- und derselben Körperregion Juvenilfedern wachsen, nachdem im Zentrum der Region bereits Adultfedern differenziert wurden. In der Scheitel- und Halsregion werden zerstreut auseinander liegende Juvenilfedern einzeln gemausert, ferner erscheinen einzelne „Nachzügler" auch in andern Fluren (nach der Mauserwelle) später, so dass die Verhältnisse nicht so schematisch einfach sind, wie sie auf den Figuren 32 und 34 dargestellt werden.

Häufig wurden bisher höher differenzierte spätjuvenile Federn wegen ihrer Farbe mit den Adultfedern verwechselt. Berücksichtigt man mehr Merkmale, wie z. B. die im morphologischen Teil dieser Arbeit besprochenen (Form der Fahne, effektive Ramusdichte, Länge der distalsten Rami), so können Verwechslungen vermieden werden. WESTERSKOV (1957) schreibt z. B. in seinem Kapitel von der postjuvenilen Mauser (S. 21): „Seven weeks old juvenile cocks

show the first red cock feathers on mantle, back breast and lower neck". Im Handbuch von NIETHAMMER (1942) steht Seite 543: „Wenn er etwa halb erwachsen ist, von August und September an, lässt sich bereits der Hahn an einzelnen Federn des Alterskleides, die vor allem auf der Unterseite zuerst heranwachsen, unterscheiden."

WESTERSKOV (1957) korrigiert den ersten Teil von NIETHAMMERS Aussage (dasselbe steht übrigens im „Handbook" von WITHERBY, 1944) indem er darauf hinweist, dass die männlichen Tiere viel früher an den rötlichen Federn erkennbar sind als wenn sie „halb erwachsen" sind. Doch muss auch der zweite Teil der Aussage verbessert werden: es handelt sich bei den ersten rötlichen Federn des jungen, männlichen Jagdfasans nicht um die Adultfedern („cock feathers", „Alterskleid"), sondern vorwiegend um spätjuvenile Federn (Generation A II ausser in der Brustregion: hier erscheinen vom 34. Tag an, häufiger erst von der 6. Woche an, rostrote Federn der Zwischengeneration B I). Die wenigen Adultfedern, die bereits in der 7. Woche ihre Fahnenspitze aus den Blutkielen zu befreien beginnen (s. Tabelle 15) fallen viel weniger auf als die sehr zahlreichen, ähnlich wie die adulten pigmentierten spätjuvenilen Federn mit ganz entfalteter Fahne.

3. *Zum Auftreten einer Zwischengeneration (B I) von Deckfedern in der Brustregion von* Phasianus colchicus L.

(Beschreibung von Federn der Zwischengeneration in Kapitel III.A.2 und Überblick über die Konturfedergenerationen A I, A II; B, B I, B II und C in Tabelle 5 des erwähnten Kapitels.)

Zu Beginn der Juvenilmauser (vom 34. Tag an) haben wir in der Brustregion Verhältnisse, wie sie Figur 33 zeigt: in den Zonen 1 und 1', den Mauserzentren, beginnen bei je einem Dutzend Federn die Blutkiele der Generation B I die frühen Juvenilfedern (A I) wegzustossen: der Blutkiel der neu heranwachsenden Feder hat einen grössern Durchmesser und bläht beim Hineinwachsen die Spule der Federn aus der Generation A I auf. In der Zone 1' wurde beim männlichen Jagdfasan Ph 648 am 34. Tag die erste Juvenilfeder überhaupt abgestossen. In der Zone 2 werden in den nächsten Tagen die Juvenilfedern gemausert: sie werden durch die nachfolgenden Blutkiele bereits aufgerichtet, so dass sie vom Körper stärker abstehen als in der Zone 3, wo die frühen Juvenilfedern (A I) keine Anzeichen einer kommenden Mauser erkennen lassen. Im Gebiete 4 stecken zwanzig, in 4' einunddreissig späte Juvenilfedern (A II) noch teilweise oder ganz in den Blutkielen. Wo die Fahnenspitze sichtbar ist, zeigt sie rostrote Färbung. Noch geschlossene Blutkiele der Generation A II tragen die Nestlingsdune auf ihrer Spitze; es sind also eindeutig Juvenilfedern (1. Kontur-

federgeneration), die hier entstehen. Gegen den Flurrand hin (5) finden wir noch Nestlingsdunen, die noch nicht vom nachstossenden Blutkiel emporgehoben werden. Ein Teil der spätjuvenilen rostroten Federn entfaltet die Fahne einige Tage vor den Federn der Zwischengeneration B I und mehrere Wochen vor den Adultfedern B II oder C der Brustregion.

Drei Wochen später ist ein Teil der Federn B I (in den Zonen 1, 1' und 2 von Fig. 31) ganz herangewachsen und diese erweisen sich später als Federn einer Zwischengeneration (vom 55. Tag an ganz entfaltete Federn). Diese schon recht adultähnlichen Federn (s. Kapitel III.A.2) werden im Laufe des ersten Sommers (s. unten) gemausert und von den Adultfedern (hier Generation C) ersetzt.

Am Rande der Zone mit Federn der Zwischengeneration B I und zentrifugal davon folgt von der 12. Woche an auf die Juvenilfeder direkt die Adultfeder (B II). Für die beiden Zentren (linke und rechte Brustflur) der Brustregion haben wir somit eine Generationenfolge von Nestlingsdune — frühjuvenile Feder (A I) — Zwischengeneration (B I) — Adultfeder (C) gegenüber einer normalen Folge von Nestlingsdune — Juvenilfeder A — Adultfeder B. Beide Geschlechter bilden in der Brustregion diese Zwischengeneration.

Figur 34 veranschaulicht die Verhältnisse, die ich am 110. Tag beim männlichen Jagdfasan Ph 646 antraf: Im Zentrum der Flur entfalten bereits acht Federn der Generation C, d. h. Adultfedern, welche Federn der Zwischengeneration B I abgestossen haben, ihre Fahnenspitzen. Zehn Wochen früher waren an der gleichen Stelle die Juvenilfedern A I gemausert worden; diese Zeitspanne entspricht somit der Tragdauer für Federn der Zwischengeneration B I. Zentrifugal fortschreitend wird diese Mauserwelle in den nächsten Wochen die ganze Zone B I erfassen. Am 143. Tag konnte ich beim gleichen Jagdfasan keine Federn der Zwischengeneration mehr finden. Seit der zwölften Woche läuft aber bereits, wie oben erwähnt, vom Rande der Zone mit Federn der Zwischengeneration eine andere Mauserwelle in zentrifugaler Richtung: Federn der Juvenilgeneration werden direkt von Adultfedern (B II) ersetzt. Diese Mauserwelle hat am 110. Tag den Flurrand noch nicht erreicht, so dass spätjuvenile Federn (A II) die beschriebene Zone einrahmen. Die vom Zentrum aus gehende, später ausgelöste Mauserwelle erfasst nur die Federn der Zwischengeneration, läuft nicht weiter bis zum Flurrand.

4. *Rupfversuche an* Phasianus colchicus L.

Die vorangehenden Kapitel haben gezeigt, wie das Adultgefieder als Ganzes allmählich über verschiedene Zwischenstufen von immer höher differenzierten Juvenilfedern entsteht. Mehrere Rupfversuche (vom 12. Tag an) in den ver-

schiedenen Körperregionen von *Phasianus colchicus L.* haben ergeben, dass auch die einzelnen Federpapillen einen graduell erfolgenden Reifungsprozess durchmachen. Die künstlich erzeugten Konturfedern (bis fünf Regenerate erhielt ich pro Follikel in der Schulterregion, vier in der Brust- und drei in der Scheitel-, Rücken- und Bauchregion), sind ohne Markierung in den meisten Fällen von benachbarten, gleichzeitig, „natürlich", d. h. ohne Rupfung heranwachsenden Federn nicht zu unterscheiden; sie spiegeln den zeitgemässen Reifezustand des betreffenden Hautbezirkes wider.

Eine ähnlich graduelle, mehrstufige Adultdetermination fand GOEHRINGER (1951) für die Federfollikel der ventralen Körperseite von *Sturnus vulgaris L.* Regenerierte Rückenfedern des Stars und Federn aus allen Körperregionen der Amsel *(Turdus merula L.)* sind dagegen, wenn eine Rupfung nach dem 5. Tag erfolgte, bereits Adultfedern.

Diese frühzeitige, „totale" Adultdetermination unterscheidet sich sehr stark von den Verhältnissen beim Jagdfasan. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Notiz von STRESEMANN (1965), wonach beim Argusfasan „der grosse Abstand in Färbung und Zeichnung" (zwischen den Schwungfedern des zweiten, weibchenartigen Jugendkleides und dem männlichen Adultkleid) „nicht unvermittelt übersprungen, sondern schrittweise verringert" wird. „Jede in dieser Übergangszeit wachsende Handschwinge zeigt durch ihre Färbung den jeweiligen Reifungszustand, vielleicht den hormonalen Zustand, des Vogels an". Für das Kleingefieder von *Phasianus colchicus L.* liegen ähnliche Verhältnisse vor.

V. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

1. *Die Metamorphose des Juvenilgefieders*

Von BRINCKMANN (1958), BECKER (1959) und PORTMANN (1962) wurde darauf hingewiesen, dass eine hoch differenzierte Hautstruktur wie z. B. eine Schmuckfeder ihren höchsten Ausbildungsgrad, ihre Klimaxform (s. Einleitung) ganz allmählich, über mehrere Schritte erreichen kann. Meine Arbeit weist durch die Beobachtung des natürlichen Juvenilmauserverlaufes, durch die experimentelle Erzeugung von „künstlichen Zwischengenerationen" (Regenerate nach Rupfversuchen) und durch die Strukturanalyse des Jugendkleides nach, dass der Reifungsprozess der einzelnen Federfollikel, welcher zur Ausbildung einer Adultfeder von *Phasianus colchicus L.* führt, als Musterbeispiel für einen graduell erfolgenden Determinationsvorgang gelten kann.

Eine solche Metamorphose ist für folgende Merkmale besonders eindrücklich:

Tabelle 16

Zur Metamorphose des Juvenilgefieders

Merkmal	Wichtigste Veränderungen von frühjuvenil gegen adult
Federlänge	nimmt zu, ebenso die Anzahl Rami
relativer Anteil der Fahne an der Gesamtfeder	die absolute Anzahl Fahnenrami nimmt zu; der relative Anteil der Fahne nimmt in den vorderen Körperregionen (Scheitel, Hals, Schulter, Vorderer Rücken, Brust) ab, in den caudaleren Regionen (Rückenmitte, hinterer Rücken, Bauch) zu.
Form der Fahne	frühjuvenil: abgerundet, uniform in allen Körperteilen. spätjuvenil: verbreiterte Fahne, distale Einbuchtung z. T. angedeutet. Zwischengeneration (Brust): Einbuchtung tiefer (hpts. bei männlichen Federn). Adult: optimale Formen tief eingebuchtet oder zugespitzt (lange Federn der caudaleren Brustflur gegen den Schenkelansatz zu, Männchen); regionale Unterschiede.
Beschaffenheit des Federrandes	der Umriss (die Kontur) wird auf einer längeren Strecke des Fahnenteiles scharf.
Muster (Einzelfeder):	Seit den ersten postembryonalen Tagen Bereicherung der Federzeichnung (juvenil: Tropfenmuster, z. T. Streifung) durch stärkere Pigmentierung, Auftreten neuer Farben und von Bezirken mit optischer Struktur (hpts. beim Männchen): Samtglanz, Schillerflächen (s. Fig. 2—5).
Ramusdichte	der effektive Abstand der Rami wird kleiner, die Ramusdichte nimmt zu.
Ramuslänge	nimmt zu
Ramusfahne	juvenil: relativ kurz und breit; weibliche Adultfedern und im proximalen Fahnenteil männlicher Adultfedern: Spitze länger ausgezogen; schillernder Fahnenteil: schmale, nicht zugespitzte Ramusfahne.
Radien mit optischer Struktur	frühjuvenil: Vorstufenradien mit Andeutungen (Pennulum betont: „Samtstruktur"; Radiengestalt und Torsion: „Schillerradien"). weiblich adult: Samt- und Schillerradien ausgebildet, aber nicht höchste Stufe (s. III. C. 3). männlich adult: höchster Ausbildungsgrad in der Radiengestalt (Zellen bilden schillernde Fläche), Torsion (diese Fläche wird dem Betrachter ganz, nicht nur partiell zugewendet, Lage der Torsion an der Radiusbasis), Pigmenteinlagerung, spitzer Winkel (benachbarte Radien berühren sich und es entsteht eine Schillerfläche höherer Ordnung); beide Ramusfahnenhälften tragen Schillerradien (beidseitige Modifikation).

Interessant ist, dass die Summation von in der Strukturanalyse gering scheinenden Unterschieden in der Radiengestalt, Pigmentierung und Torsion der Radien sowie in der Stellung am Ramus (Winkel) eine grosse Wirkung erzielt: das an den Lebensraum angepasste, „kryptische" (Tarnfarben tragende) Gefieder

von Jungtier und adultem Weibchen wird für das Auge zum auffallenden, „semantischen" Prachtskleid des Männchens.

Einen „selektiven Wert" erhalten diese verschiedenen, schrittweise vorgenommenen Veränderungen erst, wenn sie alle gemeinsam auftreten. Einzelne Veränderungen können bereits als „Vorstufe" bei frühjuvenilen Federn auftreten, wie z. B. die Radiengestalt und die Torsion, haben aber keinerlei Wirkung auf ein Sehorgan. Auch die beim weiblichen Gefieder gesteigerten Formen haben noch keine oder nur geringe Wirkung auf die Erscheinung des Tieres, feldornithologisch gleichen sich das fünf Wochen alte Jungtier und die Henne, es fehlen die „letzten Schritte" zum semantischen Gefieder.

2. *Die männliche Adultfeder als Schmuckfeder*

Wiederholt kommt in dieser Arbeit zum Ausdruck, wie bei männlichen, adulten Konturfedern der sichtbare, distale Fahnenteil besonders hervorgehoben wird und wie sich z. B. „Radien mit optischen Strukturen" gerade im Sichtbarkeitsbereich, nicht irgendwo auf der Feder finden lassen. „Neben den Leistungen des Flugs und des Wärmehaushaltes" muss bei diesen Schmuckfedern, die auf die meist unscheinbaren Deckfedern des Jungvogels folgen, „von einer Funktion des Erscheinens" gesprochen werden (PORTMANN, 1962). Die männlichen Schmuckfedern des Jagdfasans sind „Phaneren", d. h. „Gebilde, die einem Sehorgen zugeordnet" sind.

Fassen wir hier zusammen, welche Merkmale den distalen Fahnenteil von männlichen Adultfedern zu Phaneren stempeln:

a) Die Verbreiterung der Fahne schafft eine grössere sichtbare Fläche. Gleichzeitig wird zwar der relative Anteil der Fahne an der Gesamtfeder gegenüber Juvenilfedern in den vorderen Körperregionen verkleinert. Da die absolute Zahl der Fahnenrami bei Adultfedern zunimmt und der Sichtbarkeitsbereich einer Konturfeder nur den distaleren Teil der Fahne umfasst, ist dieser Bereich wegen der Verbreiterung der Schmuckfeder trotzdem grösser als bei der Juvenilfeder. In Zusammenhang gebracht mit der relativen Abnahme der Anzahl Fahnenrami heisst dies: die Adultfeder „beschränkt sich, konzentriert sich" gewissermassen auf den Sichtbarkeitsbereich ihrer Fahne mit seinen hochspezialisierten optischen Strukturen. Dieser Bereich bleibt frei von Verhakungsstrukturen (Flugfunktion) und Dunenradien (Wärmehaushalt).

b) Die Kontur wird interessanter, d. h. regional differenzierter und zeigt tiefe Ein- und Ausbuchtungen.

c) Die Konturlinie wird häufig durch das Federmuster noch hervorgehoben: eine starke Pigmentierung wird für den distalen Fahnenteil charakteristisch; die

Zone J I von Juvenilfedern ist dagegen nicht pigmentiert. Einzelne Elemente des Musters (marginale Flecken, z. T. ein Endfleck; die marginale Zone von Radien mit Samtstruktur) markieren den Rand.

d) Teile des Federmusters können die von der Konturlinie angedeutete Veränderung gegenüber der „Normalform" noch extremer abwandeln: der Eindruck der „Doppelzüngigkeit" einer Feder wird vom proximalwärts zugespitzten, tiefschwarz schillernden Endfleck im Gebiete des Vorderen Rückens und der Brust erhöht (s. Fig. 5B).

e) Der Umriss der Schmuckfedern ist trotz grösserer Entfernung des Federrandes von der äusseren Begrenzungslinie des Hakenradienfeldes auf einer längeren Strecke scharf als bei Juvenilfedern. Die einzelnen „Mosaiksteine", die das Gesamtmuster des Prachtskleides von *Phasianus colchicus L.* zusammenfügen sind klar voneinander abgegrenzt.

f) Schillernde Zonen treten auf: Die Summation der oben genauer beschriebenen Veränderungen in der Struktur und Anordnung der Radien (beidseitige Modifikation, Torsion ganz und an der Radiusbasis gelegen, kleiner Winkel mit Ramusschaft, gestreckte Radien, stärkere Pigmentierung) geben uns das Recht, von „optischen Strukturen" zu sprechen.

g) Die Ramusabstände am Schaft werden bei Adultfedern kleiner. Dabei ist der Unterschied zwischen den Abständen bei Juvenil- und Adultfeder gerade im Sichtbarkeitsbereich der beiden Federn am grössten (15,7% gegenüber 6,7% im proximaleren Fahnenteil, s. S. 25).

h) Bei Juvenil- und Adultfedern ist ferner der Winkel Ramus/Schaft im distaleren Fahnenteil spitzer als im proximaleren: der effektive Ramusabstand (d_{eff}) wird somit im Sichtbarkeitsbereich besonders klein.

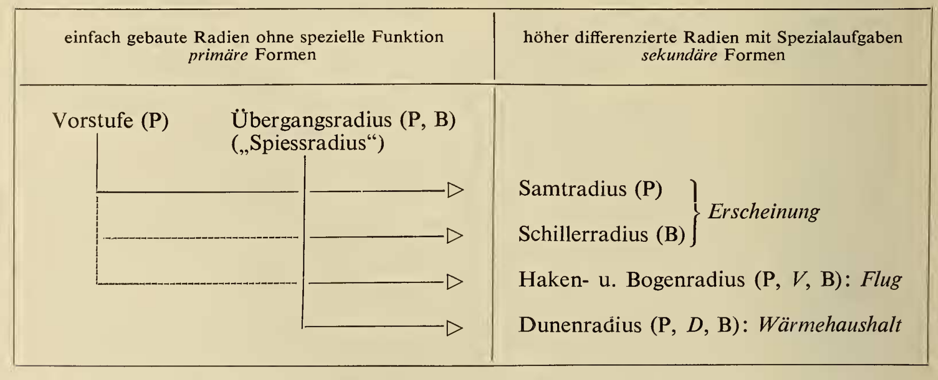
i) Die relativ kleinen, im Sichtbarkeitsbereich einfarbigen Hals- und Scheitelfedern haben im männlichen und weiblichen Geschlecht eine gleich grosse Ramusdichte des Fahnenteiles. Die grösseren, durch reichere Muster ausgezeichneten männlichen Federn der Brust-, Rücken- und Schulterregion sind dagegen im distalen Fahnenteil dichter gebaut als die weiblichen Adultfedern der entsprechenden Region. Juvenilfedern beiderlei Geschlechtes weisen eine gleiche Dichte auf.

3. *Zum Problem einer Radiusgrundform und des Morphotypus einer Deckfeder*

Der relativ einfache Bau des Dunenkleides führte gelegentlich dazu (s. den Diskussionsbeitrag von Schaub, 1912 zu dieser Frage), die Nestlingsdune der Vögel als ein „Abbild der Urfeder" oder wenigstens als ein „Zwischenglied

zwischen Schuppe und Feder" anzusehen. SCHAUB kam zum Schluss, dass die Neoptile für die Phylogenie der Vogelfeder „nur in beschränktem Masse verwenbar" sind. PORTMANN (1939, 1962, 1965) und BECKER (1959) treten der Auffassung entgegen, dass die Dunenradien einfache Radien sind, aus denen Haken- und Bogenradien z. B. ableitbar seien. Sie betrachten die Verhältnisse, wie sie bei *Megapodius* angetroffen werden, wo die Erstlingsfeder eine typische Konturfeder ist als primär und die Bildung von Nestlingsdunen als sekundär (s. PORTMANN, 1965): „Die Bildung von Nestlingsdunen beruht auf dem Zusammenwirken von zwei Prozessen. Der eine ist ein Differenzierungsvorgang, der die typischen Strahlen der ersten Feder in Dunenstruktur umwandelt. Der zweite ist eine Verkürzung des Wachstumsunterbruchs, der in der normalen Federfolge zwei Generationen sondert".

Auf Grund meiner Strukturanalyse des Juvenilkleides von *Phasianus colchicus L.* kann ich über die phylogenetische Bedeutung der Nestlingsdune selbst nichts aussagen, wohl aber über die Dunenradien des basalen Teiles von juvenilen und adulten Konturfedern. Die hier angetroffenen Dunenradien erwiesen sich nicht als einfache, primäre Radien, sondern als aus Vorstufen- und Übergangsradien ableitbare, sekundäre Formen, was die z. B. von BECKER am *Megapodius*-Gefieder gewonnenen Ergebnisse bestätigt. Untersuchen wir die Stellung („Rangordnung") der Dunenradien innerhalb der verschiedenen Hauptradientypen der Jagdfasankonturfeder (die Pfeile geben eine vermutete Weiterentwicklung an), so ergibt sich nämlich folgendes Bild:



In Klammern stehen die im betreffenden Radius vorherrschenden Zelltypen:
B = Basalstückzelle; D = Dunenzelle mit Nodus und Internodium;
P = Pennulumzelle; V = Zelle mit Verhakungsstrukturen.

Zur Zellstruktur der höher differenzierten Radien sei zusammenfassend bemerkt:

a) Samtradien: nur ein Zelltyp, die Pennulumzelle ist entwickelt; sie erreicht in diesen Radien ihre optimale Form.

b) Schillerradien: auch diese kennen in ihrer ausgeprägtesten Form nur einen Zelltyp, die Basalstückzelle. Die Torsion und die Pigmenteinlagerung treten dazu und trotz einfacher äusserer Gestalt muss dieser Radius als hoch evoluiert angesehen werden.

c) Haken- und Bogenradien: von den drei Zelltypen sind die Zellen mit Verhakungsstrukturen die auffallendsten: verstärkte, abstehende Wimpern, Hamuli und ventraler Zahn bei den Distalradien; Widerlager oder Widerhaken und ventrale Zähne bei den Proximalradien. In Schaftnähe nimmt die Zahl der Pennulumzellen ab. Die Zellen mit Verhakungsstruktur treten in der Radiusmitte neu auf (sekundäre Differenzierung), sie sind aus andern Zelltypen nicht ableitbar (hpts. Hamuli, Widerlager, ventrale Zähne) und bilden die „Differenzierungszone" des Radius.

d) Dunenradien: auch hier treten drei Zelltypen auf, wobei die zahlreichen Dunenzellen mit Nodus und Internodium aus röhrenförmigen Zellen der Übergangsradien ableitbar scheinen. Die Nodi scheinen mir vorwiegend folgende Aufgabe zu haben: sie verhindern das enge Aneinanderliegen, das „Verkleben" von Dunenradien. Wohl ist jeder Dunenradius in seinem Basalstück in individueller Weise tordiert, geht also in einer andern Richtung vom Ramusschaft ab als seine Nachbarradien. Dunenradien sind aber sehr lang, verbiegen sich leicht, stehen sehr dicht und die Dunenradien benachbarter Rami und Federn überdecken sich gegenseitig. Soll eine lufthaltige, wirklich isolierende Schicht zwischen Haut und Fahnenteil der Deckfedern entstehen, so müssen die Dunenradien durch die Nodi in geringem Abstand voneinander gehalten werden. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass ich bei gekrümmten Rami mit Dunenradien (Adultfedern) auf der Bogeninnenseite Distalradien mit weiter herausragendem Nodus feststellte als auf der konvexen Seite, wo die Proximalradien „fächerförmig" abstehen und mehr Raum haben, sich vielleicht weniger „verkleben".

Die Dunenzellen sind mit ihren auffallenden Nodi aus einfacheren Zellen ableitbar. Dazu tritt wie bei den Schillerradien eine Torsion an der Radiusbasis: der Dunenradius mit seinen drei Zellformen und Torsion gehört ohne Zweifel wie die Radien mit Verhakungsstrukturen in die Gruppe der höher differenzierten Radien. Einen Hakenradius zum Beispiel aus einem Dunenradius ableiten zu wollen ist auf Grund der Radienanalyse beim Jagdfasan nicht möglich. Wie Renate Becker, die das *Megapodius*-Gefieder untersuchte, komme auch ich zum Schluss, dass sowohl Haken- als auch Dunenradien sekundäre, hochdifferenzierte Strukturen sind, die von einfacheren, primären Radien ableitbar sind. Ein Fahnenradius entspricht der primären Radiusform eher als ein Dunenradius.

Zur „Radiusgrundform" von Becker (1959). Die einfachsten an *Megapodius*-Erstlingsfedern vorgefundenen Radien bezeichnet Becker als „Radiusgrundform". Interessanterweise sind beim *Phasianus*-Juvenilgefieder die zuerst

gebildeten Radien der Ramusspitze vergleichbar einfach gebaut wie bei der *Megapodius*-Erstlingsfeder (die generationenmässig der Nestlingsdune von *Phasianus* entspricht). Da es sich sowohl bei *Megapodius* wie auch beim Jagdfasan um heute lebende Tierformen handelt, die bereits eine lange Entwicklungsgeschichte hinter sich haben, von der freilich fast nichts bekannt ist, möchte ich eher von „Vorstufenradien" sprechen als von einer "Radiusgrundform" und das Problem der Radiusgrundform offen lassen.

Ferner sei nochmals hervorgehoben, dass diese einfachsten Radien von *Phasianus colchicus L.* aus einem einzigen Zelltyp bestehen, der sich von radiusdistal bis -proximal leicht verändert. Diese Einheitlichkeit fällt stärker ins Gewicht als eine allfällige Dreiteilung des Radius, wie sie erst bei voll entwickelten Hakenradien deutlich auftritt, und wie sie von BECKER auch für ihre „Radiengrundform" angegeben wird. Dieser aus einer einzigen, wenig differenzierten Zellform bestehenden „Vorstufe" stehen die entweder aus einem einzigen, aber hoch spezialisierten Zelltyp gebauten Samt- und Schillerradien oder die aus drei verschiedenen, z. T. hoch differenzierten Zellen (Verhakungsstrukturen, Nodi) zusammengesetzten Radien gegenüber. Zwischen „Vorstufe" und spezialisierter Struktur stehen die Übergangsradien oder „Spiessradien", die aus zwei Zelltypen von relativ bescheidener Differenzierungshöhe bestehen.

Zum Dunenteil als Ganzes: Im Kapitel III.A.1 wurde nachgewiesen, dass der Dunenteil (mit Ausnahme der Federn der Rückenmitte) von Juvenilfedern beim Nestflüchter *Phasianus colchicus L.* prozentual schwächer entwickelt ist als bei den entsprechenden Adultfedern. Diese Tatsache (ganz abgesehen davon, dass das Erstlingsgefieder von *Megapodius* vorwiegend aus Deckfedern besteht) sollte nicht übersehen werden, wenn in phylogenetischen Spekulationen zuweilen angenommen wird, der Dunenteil einer Feder sei „ursprünglicher" als der Fahnenteil, die Primärfeder sei eine Dunenfeder, der Primärradius ein Dunenradius.

Von der Radienanalyse und von den Federteil-Proportionen her gesehen scheint eine Konturfeder mit relativ grossem Fahnenteil und einfach gebauten Fahnenradien der Vorstellung einer „Urfeder" näher zu kommen als etwa eine Dunenfeder, die als abgeleitete, für den Wärmehaushalt spezialisierte Form anzusehen ist, die z. B. in der postembryonalen Phase von Nesthockern eine grössere Rolle spielt als beim Nestflüchter.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wird die Struktur des Juvenilgefieders des Nestflüchters *Phasianus colchicus L.* untersucht, dessen Federn eine Etappe bilden zwischen der ersten Federgeneration des Follikels, den Nestlingsdunen und der dritten Federgeneration, dem Adultkleid, welches vom ersten Winter an getragen wird.

1. Da die Juvenilfedern weder in allen Körperregionen noch innerhalb eines einzelnen Hautbezirkes gleichzeitig erscheinen, muss zwischen frühen und späten Juvenilfedern unterschieden werden. Von der frühjuvenilen bis zur adulten Feder wurde sowohl im makroskopischen wie auch im mikroskopischen Bereich eine graduelle Steigerung der Formen und Strukturen festgestellt; es findet eine„ Metamorphose des Juvenilgefieders" statt. Die grosse Zahl von Zwischenstufen widerspiegelt die ununterbrochenen Entwicklungsvorgänge im einzelnen Follikel. Tabelle 16 fasst zusammen, welche Veränderungen stattfinden. Dass nicht nur das Juvenilgefieder als Ganzes, sondern auch die einzelnen Federpapillen einen graduell erfolgenden Reifungsprozess durchmachen, wurde durch Rupfversuche nachgewiesen.

2. Die Proportionen der drei Hauptabschnitte der Feder (Fahne, Übergangszone, Dunenteil) sind bei Juvenil- und Adultfedern verschieden: in den vorderen Körperregionen ist die Anzahl Fahnenrami von Juvenilfedern relativ grösser, in den caudaleren Regionen relativ kleiner als bei Adultfedern. Die Übergangszone ist in allen Regionen bei juvenilen Federn grösser, der Dunenteil ist mit Ausnahme der Federn aus der Rückenmitte bei juvenilen Federn prozentual schwächer entwickelt als bei adulten Federn (Tabelle 4). Nirgends ergibt sich von den Federteil-Proportionen her ein Hinweis dafür, dass der Dunenteil als primär entwickelter Abschnitt einer Feder aufzufassen sei.

3. Makroskopisch unterscheiden sich die Juvenilfedern von den Adultfedern durch verschiedene Grösse, Fahnenform, Beschaffenheit des Randes, die Krümmung der Rami im distaleren Fahnenteil, das Muster (dessen Differenzierungshöhe stark vom Zeitpunkt der Federbildung abhängt) und in der Pigmentierung der randnahen Federzonen.

4. Bei der Bestimmung der Ramusdichte wurden die bisherigen Methoden verfeinert. Männliche adulte Federn erreichen durch reduzierte Abstände der Rami am Schaft und durch eine gleichzeitige Verkleinerung des Winkels Ramus/Schaft für die effektive Distanz zwischen den Rami Minimal-, für die Ramusdichte der Fahne Maximalwerte. Die grössten Unterschiede in der Ramusdichte zwischen Adult- und Juvenilfedern erhalten wir im Sichtbarkeitsbereich, d. h. im distalen Fahnenteil von männlichen Brust- und Rückenfedern.

5. Je nach dem Zeitpunkt der Entstehung der Feder findet ein gradueller Längenzuwachs der Rami statt.

6. Die Radiendichte von juvenilen und adulten Federn wird miteinander verglichen. In Schaftnähe erhalten wir für das Adultgefieder eine um 7,7% höhere Radiendichte als für das Juvenilgefieder. Siehe die Tabellen 11—14 und die Zusammenfassung auf Seite 339.

7. Die Radienstrukturen der verschiedenen Zonen von Juvenilfeder und männlicher sowie weiblicher adulter Konturfeder werden analysiert und mit-

einander verglichen. Eine Zusammenfassung der vorgefundenen Verhältnisse finden wir auf den Seiten 367-370.

Die Radienanalyse von weiblichen Adultfedern, die das unscheinbare, kryptische Gefieder bilden, ergibt gegenüber Radien von Federn des auffallenden, semantischen, männlichen Adultgefieders erstaunlich geringe Unterschiede. Kleine, graduelle Differenzen im randnahen, distaleren Teil der Feder wie einseitige statt zweiseitige Modifikation zu Schillerradien, Lage der Torsion am Radius, Grösse des Winkels mit dem Ramusschaft, gestreckter oder gekrümmter Radius, stärkere Pigmentierung bewirken summiert den makroskopisch derart auffallenden Geschlechtsdimorphismus des Gefieders von adulten Jagdfasanen.

8. Die ersten Ergebnisse einer noch fragmentarischen Untersuchung der juvenilen Kleingefiedermauser werden mitgeteilt. Die Tabelle 15 auf Seite 371 gibt Auskunft über das erste Auftreten von Juvenil- und Adultfedern in den wichtigsten Körperregionen von *Phasianus colchicus L.*

Das Markieren von Federn mit Farbe erlaubte es, Einblick in den unübersichtlichen Verlauf der Juvenilmauser des Kleingefieders zu erhalten.

Mit dieser Methode wurde das Auftreten einer zweiten Juvenilfedergeneration („Zwischengeneration“) in der Mitte der Brustflur nachgewiesen.

9. Es wird gezeigt, dass die männliche Adultfeder neben den Leistungen des Fluges und des Wärmehaushaltes ganz speziell im Hinblick auf die Funktion des Erscheinens modifiziert wird. Eine Zusammenstellung der Merkmale, welche die männlichen Federn zu Schmuckfedern, zu „Phaneren“ (Gebilde, die einem Sehorgan zugeordnet sind) stempeln, findet man auf den Seiten 378 und 379.

10. Das Problem einer „Radiusgrundform“ und des Morphotypus einer Deckfeder wird aufgegriffen. Vorstufen- und Übergangsradien sind als primäre Formen den Samt-, Schiller-, Haken-, Bogen- und Dunenradien, den sekundären, abgeleiteten Formen gegenüberzustellen.

Von der Analyse der Radienstrukturen bei der Juvenil- und Adultfeder sowie den Federteil-Proportionen her betrachtet scheint eine Konturfeder mit relativ grossem Fahnenteil und einfach gebauten Fahnenradien der Vorstellung einer „Urfeder“ näher zu kommen als eine Dunenfeder, die als abgeleitete, für den Wärmehaushalt spezialisierte Form anzusehen ist.

Summary

The structure of the juvenile plumage of *Phasianus colchicus* L. is analysed in this paper. Juvenile plumage represents an intermediate stage between nestling feathers (neoptile plumage) formed as first generation feathers by the follicles and adult feathers which are fully formed in the Autumn. Juvenile feathers

make their appearance successively in different parts of the body and within a given skin area. A whole series of feathers is described which are more or less differentiated, more or less „ adult " by their shape and structure and which demonstrate in detail metamorphosis of the juvenile plumage. Table 16 summarises the changes.

A comparative study of the barbules of juvenile and adult hen-feathers in cryptic coloration and of adult cock-feathers in full colour has been undertaken. The results are found on pages 367-370. There are several relatively insignificant differences, located in the distal part and therefore in the visible part of the feather, which are responsible for the very marked dimorphism of the hen's and cock's plumage.

Pages 378-379 summarise the factors which cause the male adult plumage to be adapted not only to flight and heat isolation but also to display.

Analysis of the structure of the barbules in juvenile and adult plumage makes it possible to propose an hypothesis on the aspect of the „ primitive " feathers, i.e. only slightly evolved.

Résumé

La structure du plumage juvénile de *Phasianus colchicus L.* est analysée dans ce travail. Le plumage juvénile représente une étape intermédiaire entre les plumes à barbules duveteuses (duvet néoptile) formées comme première génération de plumes par les follicules et le plumage adulte terminé dès le premier automne. Les plumes juvéniles apparaissent successivement dans les différentes parties du corps et à l'intérieur d'une zone de peau déterminée. Toute une gamme de plumes plus ou moins différenciées, plus ou moins « adultes » par leur forme et leur structure sont décrites et démontrent en détail la métamorphose du plumage juvénile. Le tableau 16 résume les transformations qui ont lieu.

La structure des barbules des plumes juvéniles est ensuite comparée, d'une part à celle des plumes adultes de la femelle au plumage de coloration cryptique, et, d'autre part, à celle du plumage mâle aux couleurs voyantes et chatoyantes. Le résultat de cette comparaison se trouve aux pages 367 à 370. Ce sont plusieurs différences relativement faibles chacunes, situées dans la partie distale, donc visible de la plume qui sont la cause du dimorphisme frappant entre le plumage mâle et femelle du faisan adulte.

Les pages 378 et 379 résument les facteurs qui font du plumage adulte mâle non seulement un instrument adapté aux exigences du vol et au maintien d'une température assez élevée, mais aussi un habit d'apparat.

L'analyse des structures de barbules trouvées dans le plumage juvénile et adulte permet d'émettre quelques hypothèses sur l'aspect de la plume « primitive », c'est-à-dire peu évoluée.

LITERATURVERZEICHNIS

BECKER, R. 1959. *Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von Megapodius freyc. reinw. und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune der Hühnervögel.* Rev. suisse Zool. 66: 411—527.

BEEBE, W. 1918. *A Monograph of the Pheasants*, Vol. III. London, Witherby and Company.

BRINCKMANN, A. 1958. *Die Morphologie der Schmuckfeder von Aix galericulata L.* Rev. suisse Zool. 65: 485—608.

BURCKHARDT, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker.* Rev. suisse Zool. 61: 551—633.

DURRER, H. 1962. *Schillerfarben beim Pfau (Pavo cristatus L.).* Verhandl. Naturf. Ges. Basel 73: 204—224.

— und W. VILLIGER. 1962. *Schillerfarben der Nektarvögel („Nectariniidae“). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung.* Rev. suisse Zool. 69: 801—814.

— 1965. *Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus.* Rev. suisse Zool. 72: 263—411.

GERBER, A. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. suisse Zool. 46: 161—324.

GOEHRINGER, R. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel (Turdus merula L.) und beim Star (Sturnus vulgaris L.).* Rev. suisse Zool. 58: 279—358.

HEINROTH, O. und M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas.* Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde.

KUHN, O. 1932. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux' Arch. f. Entw. Mechan. 127: 456—541.

LILLIE'S. 1952. *Development of the Chick.* New York, Henry Holt and Company.

MAYAUD, N. 1950. *Téguments et Phanères.* In: Grassé, Traité de Zoologie, tome XV, Oiseaux: 4—77.

NIETHAMMER, G. 1942. *Handbuch der deutschen Vogelkunde*, Bd. III. Leipzig.

NITZSCH, Chr. L. 1840. *System der Pterylographie.* Halle.

PORTMANN, A. und A. GERBER. 1935. *Die embryonale Entwicklung des Gefieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers.* Rev. suisse Zool. 42: 21—37.

PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheoretica, Vol. I. Leiden: 59—90.

— 1938. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. suisse Zool. 45: 273—348.

— 1939. *Nesthocker und Nestflücher als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern.* Rev. suisse Zool. 46: 385—390.

— 1948, 1959, 1965. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*, Basel.

— 1954. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, Basel.

— 1962. *Die Vogelfeder als morphologisches Problem.* Verhandl. Naturf. Ges. Basel 74: 106—132.

SAGER, E. 1955. *Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad.* Rev. suisse Zool. 62: 25—127.

SCHAUB, S. 1912. *Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder.* Verhandl. Naturf. Ges. Basel, XXIII: 1—52.

Schiess, L. R. 1963. *Die postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 70: 689—744.

Sick, H. 1937. *Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder.* J. Orn. 85: 207—327.

Stresemann, E. 1927—1934. *Aves.* In Kükenthal-Krummbach, Handbuch d. Zool. VII: 2. Hälfte. Berlin—Leipzig.

— 1965. *Die Mauser der Hühnervögel.* J. Orn. 106: 58—64.

Westerskov, K. 1957. *Growth and Moult of Pheasant Chicks.* Wildlife Publication No. 47, New Zealand Department of Internal Affairs, Wellington.

v. Wissel, C. 1927. *Fasanenzucht.* Verlag von J. Neumann—Neudamm.

Witherby, H. F. u. a. 1944. *The Handbook of British Birds,* Vol. V. London.

